PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

41. BAND, 3. HEFT

MIT 23 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 29. DEZEMBER 1952)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1952

Planta (Berl.)

Preis DM 22.—

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler*. Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer, Ltd., 41—45 Neal Street, London W. C. 2

41. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft

Seite

FRANKE, W., Die Wirkung des Vitamins C auf die Atmung von Keimlingen. Mit 3 Textabbildungen 197

DETTWEILER, CH., Zusammenhänge zwischen Austreiben und Atmung bei der Kartoffelknolle. I. Mitteilung. Die Hemmung des Austreibens durch Fermentinhibitoren, insbesondere Urethane. Mit 6 Textabbildungen 214

KRAUSE, W., Das Mosaik der Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Vegetationskunde. Mit 3 Textabbildungen 240

SCHENK, W., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Lichtfeld und Chlorophyllgehalt an Sproßrinden und Blättern von Holzgewächsen. Mit 11 Textabbildungen 290

Planta, Bd. 41, S. 197—213 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg.

DIE WIRKUNG DES VITAMINS C AUF DIE ATMUNG VON KEIMLINGEN*.

Von

WOLFGANG FRANKE.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. Juni 1952.)

I. Problemstellung.

Human- und Tierphysiologie erforschen die Bedeutung der Vitamine für Mensch und Tier. Die Pflanzenphysiologie dagegen hat zu ergründen, ob die Vitamine auch Funktionen für ihre Erzeuger selbst besitzen und welcher Art diese sind.

Die vorliegende Arbeit untersucht die Wirkung des Vitamins C (VC) oder der Askorbinsäure (AS) — wie sie seit ihrer Reindarstellung genannt wird — auf einen definierten Vorgang im pflanzlichen Leben, nämlich die Atmung keimender Samen. Im lufttrockenen Zustand enthalten die Samen kein oder sehr wenig VC (SEYBOLD und MEHNER 1948), sie bilden dieses aber während der Keimung in zunehmendem Maße aus (ROBERTSON 1947). Dieser Befund gibt daher Anlaß zu der Frage, ob das VC einen Einfluß auf physiologische Vorgänge ausübe oder ob es für die Pflanze funktionslos sei.

Über die Bedeutung des VC in der Pflanze selbst wurden bereits mehrere Hypothesen aufgestellt. Dabei wird das VC zumeist als ein das Wachstum regulierender Stoff angesehen. Einige Autoren suchen die spezifische Wirkung in der Eigenschaft des VC als eines Redoxsystems, weil die AS leicht zur Dehydroaskorbinsäure (DAS) oxydiert wird und umgekehrt. Während BUKATSCH (1939/40) diese Redoxwirkung mit der Photosynthese in Zusammenhang bringt, teilt VIRTANEN (1949) diese Ansicht hinsichtlich der NO_3-Reduktion. Andere bezeichnen das VC als einen Wuchsstoff, der in die Keimung aktivierend eingreift (DAVIES, ATKINS und HUDSON 1936/37, MENTZER 1940). Nach E. RAADTS (1947/48) soll die AS die Auxinaktivierung regulieren, und v. HAUSEN (1935/36) schließlich klassifiziert das VC direkt als Wuchshormon, welches Entwicklung und Wachstum der Pflanzen nachhaltig beeinflußt.

* Die Inauguraldissertation an der Naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät der Ruprecht Karl-Universität zu Heidelberg mit dem gleichen Thema enthält eine ausführlichere Darstellung der Versuche und steht auf Anforderung zur Verfügung.

Wie schon gesagt wurde, ist der VC-Gehalt der Samen relativ gering gegenüber dem der entwickelten Pflanze und steigt mit Beginn der Keimung wieder an. Wenn also das VC das Wachstum förderte, so wäre zu erwarten, daß bei Zufügung einer geeigneten AS-Konzentration der Keimling gegenüber einer Kontrollpflanze eine Wachstumserhöhung aufwiese. Da nun das Wachstum durch Energieverbrauch, Atmung aber durch Freisetzung von Energie gekennzeichnet ist, muß demnach erhöhtes Wachstum eine gesteigerte Atmung zur Folge haben. Daher soll in der vorliegenden Arbeit die Beziehung zwischen AS-Angebot und CO_2-Ausscheidung geprüft werden. Die Photosynthese als gegenläufiger Prozeß der Atmung verschleiert jedoch infolge CO_2-Verbrauches die Atmungswerte bei grünen Pflanzen, so daß es zweckmäßig ist, die Atmung an Stadien zu verfolgen, in denen, wie z. B. bei Keimlingen, die Photosynthese noch nicht aufgenommen worden ist. Somit stellt sich das Problem, welche Wirkung das VC auf die Atmung von Keimlingen habe, der Bearbeitung.

II. Versuchsmaterial und Methodik.

Als *Samenmaterial* wurden *Sinapis alba* und *Lepidium sativum* gewählt, weil sie durch gute Keimfähigkeit und rasche Entwicklung gekennzeichnet sind. Außerdem konnte wegen der geringen Größe der einzelnen Samen eine höhere Anzahl von ihnen zu jedem Versuch verwendet werden. Denn die Meßkapazität der benutzten Apparatur zur Atmungsmessung gilt bei gleichzeitiger Forderung nach genügender Empfindlichkeit nur für einen begrenzten Meßbereich, so daß bei wenigen großen Samen, wie z. B. Erbsen und Bohnen, sich deren individuelle Unterschiede in erhöhtem Maße auf das Ergebnis auswirken würden.

Für die *Applikationsweise* der AS war zu bedenken, daß sich die AS an der Luft, ja selbst in einfach destilliertem Wasser infolge Spuren von Cu^{++}-Ionen leicht über die DAS hinaus zu dann unwirksamen Verbindungen oxydiert (HSIANG CHUAN HOU 1936). Daher wurden die Samen in Reagenzgläsern mit bidestilliertem Wasser, dem die jeweils verschiedenen Mengen AS zugesetzt waren, vorgequollen und der freie Raum über der Lösung zur Verhütung einer Oxydation der AS mit Stickstoffgas gefüllt.

Die *Dauer der Vorquellung* wurde mit höchstens 4 Std bemessen, da sich aus einer Analyse über die definitive Aufnahme von VC während der Quellung ergeben hatte, daß die Samen von *Sinapis alba* in dieser Zeit ihren VC-Gehalt (AS + DAS) in einer Lösung von AS $1:10^3$ nahezu verdoppeln[1].

Zur *Atmungsmessung* diente der sog. URAS, der Ultrarot-Absorptionsschreiber, den die Badische Anilin- und Sodafabrik in Ludwigshafen a. Rh. entwickelt hat, und der schon vor 10 Jahren von A. SEYBOLD (1942) für botanische Untersuchungen benützt wurde. Im Gegensatz zu den bisher angewandten chemischen Absorptionsmethoden arbeitet das Gerät nach einem physikalischen Prinzip und gewährleistet hohe Empfindlichkeit bei exakter Selektivität (EGLE und ERNST 1949 und EGLE und SCHENK 1951). Auch die Erfahrungen mit dem URAS, die EGLE und SCHENK (1951) mitteilen, lassen sich bestätigen, und es erübrigt sich, auf diese näher einzugehen. Mit Hilfe dieser Apparatur kann man also fortlaufend die

[1] Herrn Dr. MEHNER, Heidelberg, danke ich für die Freundlichkeit der Durchführung der Analyse.

Atmung verfolgen, ohne daß Teile der Apparatur ausgewechselt oder ergänzt werden müssen. Der von STRUGGER und BAUMEISTER (1951) ausgesprochenen Warnung vor der „übereilten Benützung des URAS" und ihrer Forderung nach „der Mithilfe eines URAS-Spezialisten" kann nicht beigepflichtet werden. Spezialkenntnisse über eine physikalische Grundausbildung hinaus sind nicht erforderlich, wenn auch bei diesem Gerät persönliche Erfahrungen keinem Experimentator erspart bleiben.

III. Die Versuche.

a) Physiologische Apparatur.

Die Keimpflanzen, die verschiedenen Vorbehandlungen unterworfen werden, befinden sich zur Messung der CO_2-Abgabe in einer Atmungskammer (Abb. 1,

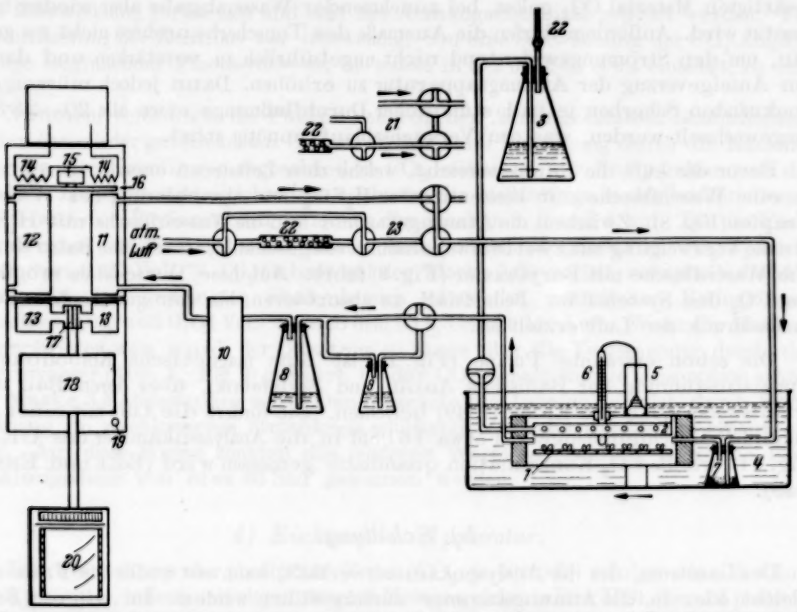


Abb. 1. Apparatur zur Atmungsmessung. *1* Atmungskammer, *2* Bewässerungsrohr, *3* Brunnenwasser, *4* Wasserbad, *5* Messingrohr mit Heizbirnchen, *6* Thermoregulator. *7* Waschflasche zur Befeuchtung, *8* H_2SO_4, *9* Barytwasser, *10* Pumpe, *11* Analysenkammer des URAS, *12* Vergleichskammer, *13* Meßkammern, *14* Glühwendeln, *15* Synchronmotor, *16* Blendenrad, *17* Membrankondensator. *18* Verstärker, *19* Potentiometerschraube, *20* Registrierschreiber, *21* Offener Stromkreis, *22* Natronkalkrohr, *23* Geschlossener Stromkreis.

Fig. 1). Diese besteht aus einem Glaszylinder von 20 cm Länge und 5 cm Durchmesser. Er wird an beiden Seiten mit Gummistopfen verschlossen. Durch Bohrungen tritt die Luft in Glasröhren ein und aus, und durch eine zweite Bohrung in dem einen Stopfen ragt eine Glasröhre mit mehreren Düsenöffnungen in die Kammer (Fig. 2). Durch dieses Düsenrohr können die auf einer Glasplatte auf Filtrierpapier liegenden Keimlinge von Zeit zu Zeit aus einem Kolben mit CO_2-freiem Brunnenwasser bewässert werden (Fig. 3).

Um die Kammer in gleichmäßiger Temperatur zu halten, wird sie in ein Wasserbad gehängt (Fig. 4), das mit einem Heizbirnchen (40 V) geheizt wird (Fig. 5), welches zwecks Abdunkelung von einem Messingrohr umhüllt ist. Ein Temperatur-

regler wahrt die Temperaturkonstanz (Fig. 6). Das zugehörige Thermometer reicht mit seinem unteren Ende durch eine Muffe in die Kammer.

Weiterhin befindet sich in diesem Wasserbad eine kleine Waschflasche mit Wasser (Fig. 7), in der die zuströmende Luft befeuchtet und vorgewärmt wird, ehe sie in die Kammer eintritt. Um eine hohe Luftfeuchtigkeit zu gewährleisten, den Strömungswiderstand jedoch nicht so sehr zu erhöhen, wird ein passender Streifen Filtrierpapier in die Waschflasche so eingelegt, daß er mit seinem unteren Ende in das geringe Befeuchtungswasser eintaucht und dank der nun großen Verdunstungsfläche die Wasserdampfsättigung der Luft beschleunigt. Die Befeuchtung mit zerstoßenen wasserhaltigen Tonscherben, die auch EGLE und SCHENK (1951) beschreiben, erweist sich nach unseren Erfahrungen als wenig geeignet, da bei geschlossenem Stromkreis (Erklärung s. unten) anfänglich in dem wassergesättigten Material CO_2 gelöst, bei zunehmender Wasserabgabe aber wieder freigesetzt wird. Außerdem dürfen die Ausmaße des Tonscherbenrohres nicht zu groß sein, um den Strömungswiderstand nicht ungebührlich zu verstärken und damit den Anzeigeverzug der Atmungsapparatur zu erhöhen. Dann jedoch müssen die trocknenden Scherben je nach stündlicher Durchflußmenge etwa alle 20—25 Std ausgewechselt werden, was den Versuchsablauf unnötig stört.

Bevor die Luft die Pumpe erreicht, welche den Luftstrom erzeugt, durchperlt sie eine Waschflasche mit konzentrierter H_2SO_4 zur Absorbierung des Wasserdampfes (Fig. 8). Zwischen die Atmungskammer und die Waschflasche mit H_2SO_4 ist eine Verzweigung mit zwei Dreiwegehähnen eingeschaltet, deren eine Bahn durch eine Waschflasche mit Barytwasser (Fig. 9) führt. Auf diese Weise ist es möglich, das CO_2 des Systems im Bedarfsfall zu absorbieren, bis der gewünschte CO_2-Partialdruck der Luft erzielt ist.

Die schon erwähnte Pumpe (Fig. 10) ist eine magnetische Kolbenpumpe (Spezialausführung der Badischen Anilin- und Sodafabrik), über deren Bau und Arbeitsweise EGLE und ERNST (1949) berichten. Sie fördert die Luft mit einer genügenden Durchflußmenge von etwa 16 l/Std in die Analysenkammer des URAS (Fig. 11), wo die CO_2-Konzentration quantitativ gemessen wird (EGLE und ERNST 1949).

b) Schaltung.

Der Gasstrom, der die Analysenkammer verläßt, kann entweder ins Freie abgeleitet oder in die Atmungskammer zurückgeführt werden. Im ersteren Falle besteht ein offener Stromkreis (Fig. 21), bei dem z. B. atmosphärische Luft — die in einem Natronkalkrohr (Fig. 22) vom CO_2 befreit wird — das in der Atmungskammer abgeschiedene CO_2 zur Analysenkammer überführt. Allerdings ist bei diesem einmaligen Vorüberstreichen des Luftstromes an den Versuchspflanzen der Effekt, also die Anzeige der Änderung des CO_2-Gehaltes, relativ gering.

Wirkungsvoller ist die zweite Möglichkeit der Schaltung, die des geschlossenen Stromkreises (Fig. 23). Hierbei kehrt die Luft aus der Analysenkammer in die Atmungskammer zurück und summiert die CO_2-Mengen in der Zeit. Dadurch entstehen auf dem Diagrammstreifen des Registrierschreibers (Fig. 20) schräg nach oben weisende Kurven, die je nach der abgeschiedenen CO_2-Menge steiler oder flacher sind. An das nahezu gerade verlaufende Kurvenstück zwischen den Marken 3,5 und 4 der Anzeigeskala wird die Tangente angelegt. Der Winkel dieser Tangente, gegen die Zeitachse (Ordinate) gemessen, dient zunächst als relatives Maß der Atmung in der Zeiteinheit. Um zwischen beiden Schaltungen wechseln zu können, wurde die Schalteinrichtung nach EGLE und ERNST (1949) verwendet (Fig. 21 und 23).

c) Versuchsablauf.

Für die Versuche wurden jeweils 80 Samen von *Sinapis alba* (2 × 265 mg) bzw. 100 Samen von *Lepidium sativum* (2 × 135 mg) in 10 cm³ der entsprechenden AS-Konzentration in Reagenzgläsern 4 td *(Sinapis)* oder 2 Std *(Lepidium)* vorgequollen und dann in Petrischalen auf 2 Lagen Filtrierpapier, das mit 6 cm³ der AS-Lösung befeuchtet war, im Thermostaten bei 21° *(Sinapis)* bzw. 25° *(Lepidium)* bis etwa zur 24. Std zur Keimung gebracht. Zu diesem Zeitpunkt ist die Radicula bereits durch die Mikropyle ausgetreten. Um mit gleichmäßigem Material zu arbeiten, wurden 40 *(Sinapis)* bzw. 50 *(Lepidium)* gleichweit entwickelte, dem Durchschnitt entsprechende Samen ausgelesen und auf Filtrierpapier gelegt, das mit 10 cm³ der jeweiligen AS-Konzentration getränkt war. Die derart vorbereiteten Keimlinge konnten in der auf 21 bzw. 25° gehaltenen Atmungskammer ihre Entwicklung fortsetzen und auf ihre Atmungsintensität geprüft werden. Die Verdunkelung der Kammer war notwendig, um eine Schwächung der CO_2-Abgabe infolge beginnender Photosynthese, die schon in der 50. Std etwa einsetzt, zu verhindern.

Nunmehr beförderte die Pumpe den vor der Atmungskammer befeuchteten, hinter ihr wieder getrockneten Gasstrom, der beim Durchgang durch die Kammer das von den Keimlingen abgeschiedene CO_2 mitnahm, zur Analysenkammer des URAS. Dessen Registrierschreiber zeichnete die Meßanzeige in der beschriebenen Weise auf dem Papierstreifen zwischen den Marken 3, 5 und 4 auf. Da die Eichkurve eines von der Badischen Anilin- und Sodafabrik gelieferten CO_2-N_2-Eichgases von 0,037 Vol.-% CO_2-Gehalt auf der Marke 3,65 verlief, entsprach die Ablesung in dem genannten Skalenbereich etwa den natürlichen Bedingungen zwischen 0,035 und 0,04 Vol.-%, also dem CO_2-Gehalt der Luft. Wenn die Marke 4 überschritten war, wurde der Gasstrom so lange über die Verzweigung durch das Barytwasser (Abb. 1, Fig. 9) geführt, bis der CO_2-Gehalt infolge Absorption unter die Marke 3,5 abgesunken war. Danach setzte die Anzeige der sich durch Summierung im geschlossenen Stromkreis erhöhenden CO_2-Konzentration erneut ein usw. Auf diese Weise konnten die relativen Werte der Atmung über eine Entwicklungsdauer von etwa 60 Std gewonnen werden.

d) Eichung der Apparatur.

Zur Feststellung der absoluten Werte (CO_2 je Stunde) erfolgte eine Eichung der Apparatur, indem mit abgemessenen Mengen eingestellter HCl, die auf pulverisiertes $CaCO_3$ innerhalb der Atmungskammer tropfte, genau bekannte CO_2-Mengen in bestimmten Zeitabschnitten freigesetzt wurden. Zu den Winkeln der Tangenten der aufgezeichneten Kurven, gegen die Zeitachse gemessen, konnten so die entsprechenden erzeugten CO_2-Mengen angegeben werden. Aus einer danach angefertigten Tabelle ließ sich zu jedem Winkel die je Stunde gebildete CO_2-Menge entnehmen.

e) Versuchsergebnisse.

Um die Atmung der Keimlinge bei Einwirkung verschiedener Konzentrationen von AS vergleichen und den Effekt beurteilen zu können, wurden anfangs und später zwischen den Konzentrationsversuchen Kontrollen an Keimlingen durchgeführt, die nur in bidestilliertem Wasser vorgequollen waren. Aus den gefundenen Werten ließ sich eine Mittelwertskurve (Normalkurve) errechnen und der Schwankungsbereich der Kontrollwerte angeben.

Die Kontrollkurven (Abb. 2 und 3) steigen in den ersten 50 Std rasch an, bewegen sich aber dann bei *Sinapsis* in Werten um 2,20 mg CO_2/Std. Bei *Lepidium* schwanken die Werte im Maximum der Kurve um 1,50 mg/Std. Um die 60. Std spätestens sinken die Kurven mehr oder weniger je nach dem Vorrat an Nährstoffreserven wieder ab. So-

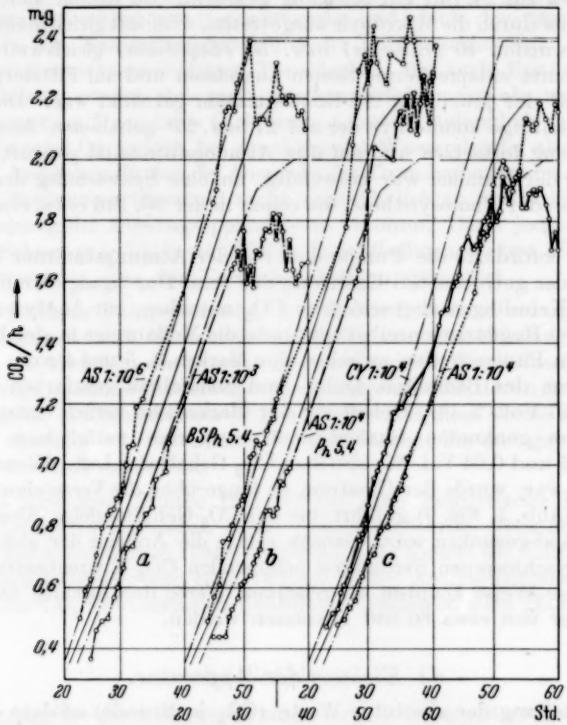


Abb. 2. Atmungskurven von *Sinapis alba*. Normalkurve = Mittelwertskurve der Kontrolle; ———: Schwankungsbereich der Normalkurve: — - — - —. Fig. a: Mittelwertskurve für AS 1 : 10^3: ○ — · — · — ○; Mittelwertskurve für AS 1 : 10^5: O - - - - - O. Fig. b: Originalkurve für BS = pH 5,4, entsprechend AS 1 : 10^4: O - - - - - O; Originalkurve für AS 1 : 10^4: ○ — · — · — ○. Fig. c: Mittelwertskurve für CY 1 : 10^4: O———O; Mittelwertskurve für AS 1 : 10^4: ○·····○.

fern das Licht nicht abgeschirmt wird, setzt bei *Sinapis* etwa von der 55. Std, bei *Lepidium* von der 45. Std an deutlich die Photosynthese ein, so daß unter Lichtzutritt die Keimlinge wie bei normaler Entwicklung die zum weiteren Wachstum notwendige Energie durch eigene Produktion zu erzeugen vermögen.

1. Aus dem Vergleich der Mittelwerte der Konzentrationsversuche mit den Normalwerten der Kontrollversuche für *Sinapis* ergibt sich nun, daß die AS-Konzentrationen 1 : 10^2 bis 1 : 10^4 eine deutliche, je nach der Konzentration abgestufte Hemmung zur Folge haben. Die Kurven

dieser Konzentrationen liegen stets unterhalb der Normalkurve, meist sogar außerhalb des Schwankungsbereiches (Abb. 2, Fig. a—c). Erst bei der Konzentration $1:10^6$ tritt eine geringe Atmungsförderung in Erscheinung, denn die Kurve (Abb. 2, Fig. a) verläuft anfangs oberhalb des Normalbereiches, schwenkt dann in diesen ein und deckt sich schließlich von der 50. Std an mit der Normalkurve. Die Kurve $1:10^5$ dagegen entspricht etwa der Normalkurve. Auch der Keimprozentsatz wird offenbar in gleicher Weise von der jeweiligen AS-Konzentration beeinflußt, so daß sich Atmungsmittelwerte und Keimprozentwerte in der nachstehenden Reihenfolge anordnen lassen:

Konzentration	Keimprozentsatz	Atmung
AS $1:10^2$	35,0%	starke Hemmung
$1:10^3$	92,2%	schwächere Hemmung
$1:10^4$	94,7%	schwache Hemmung
$1:10^5$	95,6%	entspricht der Normalkurve
Kontrolle	96,5%	Normalkurve
$1:10^6$	97,5%	schwache Förderung

Zur Prüfung auf die Säurewirkung organischer Substanzen bezüglich der Atmung wurden Versuche mit Bernsteinsäure (BS) angestellt. Die p_H-Werte der dabei verwendeten Lösungen entsprachen denen der verschiedenen AS-Konzentrationen. Die Kurven zeigen mit zunehmender Verdünnung der Säure einen Übergang von hemmender bis zu fördernder Wirkung (Abb. 2, Fig. b).

Weitere Versuche mit Cystein (CY), das als natürlich vorkommendes Redoxsystem bekannt ist, sollten einen Vergleich zu einer etwa entsprechenden Wikung der AS ermöglichen. In der Konzentration $1:10^4$ ergibt sich aber eine andere Kurvenform (Abb. 2, Fig. c), insofern der aufsteigende Kurvenast anfänglich steiler verläuft und gegenüber der AS-Kurve $1:10^4$ eine beachtliche Förderung der Atmung aufweist, von der 30. Std an aber den Normalbereich durchkreuzt und schließlich um die 50. Std eine deutliche Hemmung bekundet. Auch die Kurve CY $1:10^5$ zeigt einen von der Kurve AS $1:10^5$ abweichenden Verlauf.

2. Um die an *Sinapis* gewonnenen Ergebnisse zu erhärten und zu erweitern, wurde eine zweite Versuchsserie mit *Lepidium* durchgeführt. Außer der Einwirkung von AS galt die Untersuchung hier vor allem dem Einfluß kombinierter Gaben von AS, BS und β-Indolylessigsäure (IES), was in der Diskussion begründet werden wird. Die Kurven werden wie bei *Sinapis* mit der Normalkurve verglichen (Abb. 3, Fig. a—d).

Zunächst bestätigen sich die Befunde von *Sinapis*, denn bei der Konzentration AS $1:10^6$ offenbart sich wiederum eine geringe Atmungsförderung, die allerdings nach dem Verbrauch der Energiereserven von einem plötzlichen Abfall der Kurve gefolgt wird (Abb. 3, Fig. a).

Um die kombinierte Wirkung von AS, BS und IES zu prüfen, wurden auch die beiden letzteren zum Vergleich zunächst allein angeboten. Für BS $1:4 \times 10^4$ mit dem p_H 5,4, entsprechend einer AS-Konzentration $1:10^4$, ergibt sich eine Atmungsförderung über den Normalbereich hinaus, während bei der für das Wurzelwachstum der Kressewurzel optimalen Konzentration von IES $1:10^{11}$ eine deutliche Hemmung resultiert (Abb. 3, Fig. b). In Rücksicht auf die Einzelwirkung der BS und IES bezüglich der Atmung ist aus dem Ergebnis bei einer

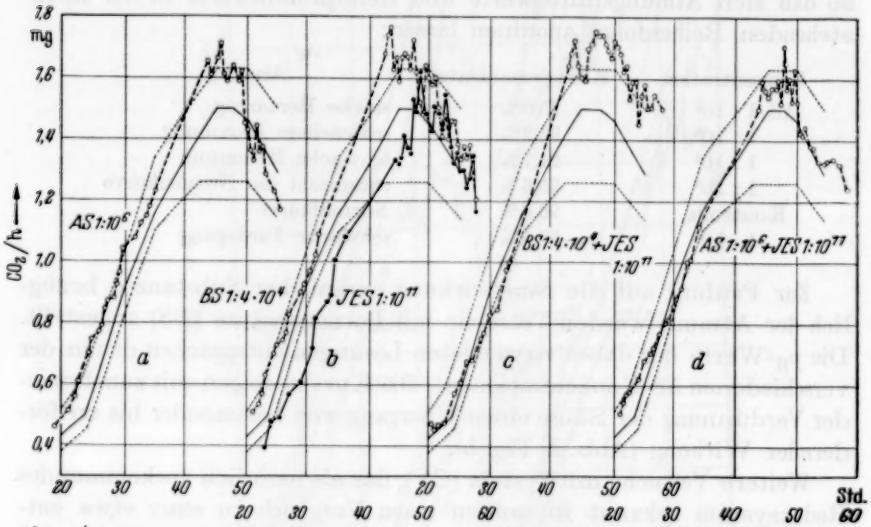


Abb. 3. Atmungskurven von *Lepidium sativum*. Normalkurve = Mittelwertskurve der Kontrolle: ———; Schwankungsbereich der Normalkurve: ·····. Fig. a: Mittelwertskurve für AS $1:10^1$: ○ - - - - - ○. Fig. b: Mittelwertskurve für BS $1:4 \times 10^4$: ○ - - - - - ○; Mittelwertskurve für IES $1:10^{11}$: ●———●. Fig. c: Mittelwertskurve für BS $1:4 \times 10^4$ + IES $1:10^{11}$: ○ - - - - - ○. Fig. d: Mittelwertskurve für AS $1:10^6$ + IES $1:10^{11}$: ○ - - - - ○.

kombinierten Gabe zu schließen, daß sich die Wirkungen der beiden Substanzen hierbei kompensieren (Abb. c, Fig. 3). Demgegenüber addieren sich bei einer Kombination von AS und BS die fördernden Wirkungen offenbar nicht.

Bei der gleichzeitigen Behandlung mit AS $1:10^6$ und IES $1:10^{11}$ könnte man die Kurve wieder für das Ergebnis einer Kompensation der beiden gegensätzlichen Wirkungen halten (Abb. 3, Fig. d). Denn die Hemmung durch IES wird anscheinend auch hier durch die Förderung der AS ausgeglichen, so daß die Kurve den Normalbereich nicht verläßt, um die 50. Std jedoch an der oberen Grenze verläuft.

IV. Diskussion.

a) Keimungsbeginn und Atmung.

Lufttrockene Samen befinden sich in einem Zustand latenten Lebens, d. h. alle physiologischen Vorgänge ruhen oder verlaufen zu-

mindest so langsam, daß sie nur bei Anwendung großer Samenmengen erfaßt werden können. So hat KOLKWITZ (1901) die Atmung lufttrockener Gerste untersucht und eine schwache Atmung festgestellt, die insonderheit vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft und damit der Samen abhängt. Bei einer Menge von 40 trockenen Samen *Sinapis* (265 mg) freilich oder gar nur von 50 Samen von *Lepidium* (135 mg) ist eine Atmung nicht meßbar, weshalb in unseren Versuchen der Anfangswert der Atmung getrost bei 0,0 einzusetzen ist.

Mit der Quellung aber hebt schon nach 1 Std eine meßbare Atmung an, die rasch zunimmt. Für korrekte Versuche ist es allerdings nicht ratsam, die 40 oder 50 Samen von Anfang an in der Atmungskammer zu halten, weil sonst die individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Samen wie Keimbereitschaft, Keimgeschwindigkeit usw. in die Messung eingehen und die Werte ungenau werden können. Aus diesen Gründen wurden ja erst von der 24. Std an 40 oder 50 gleichweit entwickelte Samen zur Untersuchung verwendet. Nun muß beachtet werden, daß der Beginn der Quellung nicht identisch ist mit dem Wachstumsbeginn, denn auch tote Samen quellen, und wenn wir als Keimung im allgemeinen Sinne den Prozeß der Sprengung der Samenschale und der Zellstreckung, also des Wachstums der embryonalen Gewebe definieren wollen, so muß die Keimung mehr sein als Quellung. Bei der Quellung wird die Energie zur Volumenvergrößerung durch die Dampfdruckdifferenz zwischen Sameninnerem und umgebendem Medium geliefert. Das Wachstum erfordert aber eine über diese mechanische Energie hinausgehende Energiefreisetzung in den Geweben, die sich in Form der Atmung vollzieht.

Doch selbst die Atmung ist noch kein gültiges Kriterium für den Keimbeginn, denn wie KOLKWITZ (1901) zeigen konnte, atmet auch gemahlene Gerste in einem meßbaren Ausmaß. Quellung und Atmung sind also nur Vorbedingungen für die Keimung. Allgemein beurteilt man den Zeitpunkt des Keimbeginnes morphologisch: Die Keimung beginnt nämlich, wenn die Radicula sich zu strecken anfängt. Das mag für praktische Belange hinreichen. Physiologisch muß der Beginn viel früher liegen. Denn zum Wachstumsprozeß ist ohne Zweifel ein System von Wirkstoffen nötig, das zunächst mobilisiert werden muß. Es ist uns heute noch nicht möglich, diese erste Mobilisierung zeitlich und räumlich festzustellen.

b) Die Große Periode der Atmung.

Aus allen diesen Gründen wurden die Samen erst dann in die Atmungskammer gebracht, nachdem sich die Radicula gestreckt hatte. Zu diesem Zeitpunkt ist aber die Atmung schon beträchtlich gestiegen. Sie befindet sich dann am Anfang der großen Atmungsperiode, wie man diesen Abschnitt in Analogie zur Großen Periode des Wachstums

nennen kann (STÅLFELT 1926). Diese Große Periode, also den steil aufsteigenden Teil einer S-förmigen Kurve bis zum Maximum, erfassen auch alle hier dargestellten Kurven.

c) Vitamin C und Keimungsbeginn.

Wichtiger ist hier die Frage, ob, wann und wo das zugefügte VC eine Wirkung entfaltet. Daß das Angebot einer zu hohen Konzentration einer Substanz toxisch wirkt, beweisen unzählige Arbeiten. Insofern ist die Keimungshemmung und geringe Atmung bei einer Konzentration von $1:10^2$ nicht verwunderlich.

In seiner Arbeit über AS und Samenkeimung schreibt C. MENTZER (1940), daß die Samenkeimung erst dann ausgelöst werde, wenn der AS-Gehalt der Keimblätter hoch genug sei. Bei der von ihm verwendeten *Lens esculenta* und *Phaseolus vulgaris*, denen in ruhenden Samen jegliches VC mangelt, tritt seiner Untersuchung zufolge die AS erst nach der Quellung bei Sauerstoffzutritt auf. Wenn diese Auffassung sich verallgemeinern ließe, so müßte unter der Voraussetzung allerdings, daß keine anderen Faktoren erforderlich sind, bei einer Quellung in bestimmter AS-Lösung die den Samen zugeführte Menge VC ausreichen, um den für die Auslösung der Keimung notwendigen Schwellenwert schon früher zu überschreiten, als es normalerweise durch die anlaufende VC-Produktion im quellenden Samen geschieht. Das heißt, die Samen sollten also zeitlich eher keimen als nicht behandelte. Die Kurven, die hier die Atmung als Funktion der Zeit ausdrücken, würden sich dann um einen bestimmten Betrag nach links verschieben, ohne daß sich die Form der Kurve änderte. Dieser Überlegung entspricht aber nicht der Sachverhalt der wiedergegebenen Kurven, denn lediglich bei einer AS-Konzentration von $1:10^6$ läßt sich eine geringe Förderung der Art bemerken, daß die Atmungskurve früher aufsteigt als bei der Kontrolle (Abb. 2, Fig. a, und Abb. 3, Fig. a).

d) Vitamin C als Redoxsystem.

Wenn also eine Wirkung des VC als Mobilisator der Keimung wenig Wahrscheinlichkeit findet, so besteht doch die Möglichkeit, daß es als Redoxsystem wirkt. Aus den Untersuchungen der Atmungsforschung geht hervor, daß bei den Oxydationen des Atmungsprozesses Wasserstoffüberträger eine große Rolle spielen. Die Ergebnisse der Chemie zeigen, daß die AS grundsätzlich zu einer solchen Leistung der Wasserstoffübertragung befähigt ist. Man könnte sich daher vorstellen, daß ein größeres Angebot von H-Akzeptoren bzw. H-Donatoren den Atmungsvorgang beschleunigt. Die Reaktionserhöhung könnte bzw. müßte dann in einer größeren CO_2-Abscheidung resultieren. Im Kurvenbild sollte sich das in einer erhöhten Steilheit der Kurve äußern. Allein

dieses Merkmal tritt in keiner der Kurven auffallend in Erscheinung, so daß eine Interpretation in diesem Sinne nicht möglich ist. Dennoch darf das Ausbleiben eines solchen Erfolges nicht zu einer völligen Verwerfung dieser Vorstellung führen. Denn wenn auch an Hand einer Analyse festgestellt werden konnte, daß die AS bei der Quellung in einer AS-Lösung in den Samen gelangt, so bedeutet das noch nicht — und das gilt allgemein für alle hier gegebenen Deutungen —, daß das VC auch an den rechten Ort geraten ist. Das vielschichtige Getriebe einer Zelle mit den unzähligen Wirkstoffen in einem kleinen Raum vollzieht sich ja gewiß in einer Folge von Kettenprozessen, die nur dann reibungslos ablaufen, wenn jeweils die rechte Substanz zur rechten Zeit und am rechten Ort in einen physiologischen Vorgang eingreift.

Um die etwaige Wirkung der AS als Redoxsystem klarer beurteilen zu können, wurde bei *Sinapis* zum Vergleich an Stelle von AS das als Redoxsystem fungierende, natürlich vorkommende CY angeboten. Wie schon erwähnt, weicht jedoch der Kurvenverlauf der CY-Kurven grundsätzlich von dem der AS-Kurven ab (Abb. 2, Fig. c). Es besteht also keine Identität zwischen der AS-Kurve und der CY-Kurve, so daß die mangelnde Übereinstimmung der Wirkungen von AS und CY kaum einen Hinweis darauf bietet, daß das VC einen Einfluß auf das Redoxpotential der Keimlinge ausübt. Die mehrfachen Angaben in der Literatur, daß das VC als Redoxsystem wirke, sind nur Folgerungen, für die der Beweis noch aussteht.

Allenfalls lassen sich die Befunde der AS-Konzentration $1:10^6$ mit den Angaben von Raadts und Söding (1947) zur Deckung bringen. Diese Autoren berichten, daß AS-Gaben bei *Avena*-Koleoptilen das Wachstum zu Anfang fördern, daß die endgültige Länge der behandelten Pflanzen jedoch die der Kontrolle nicht übersteige. Daß aber die anfängliche Steigerung, die sich in unseren Versuchen in der erhöhten Atmung äußert, auf einer Änderung des Redoxpotentials beruhe, wird auch in dieser Arbeit nicht bewiesen. Wenn das VC als Redoxsystem wirkte, sollte auch der Theorie nach die endgültige Länge der behandelten Pflanzen die der Kontrolle nicht übersteigen, was im übertragenen Sinne für die Atmung ebenfalls gilt. Denn eine Steigerung der großen Atmungsperiode, d. h. der CO_2-Abscheidung je Stunde, über das Maximum der Normalkurve hinaus ist schon deshalb nicht zu erwarten, weil ja die Aufbaureserven bzw. das Atmungsmaterial im Samen begrenzt sind. Wenn es außerdem zutreffen sollte, daß die Wirkstoffe des Samens in einem proportionalen Verhältnis zu den Baustoffen stehen, würde eine weitere Zufuhr an Wirkstoffen allerdings kaum im physiologischen Geschehen, spürbar im Sinne einer Förderung, in Erscheinung treten. Dann wäre es geboten, nach Pflanzen zu

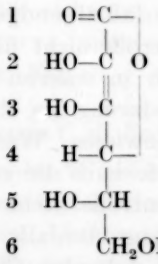
suchen, denen von Natur aus die Proportionalität zwischen Wirk- und Baustoffen mangelt.

e) Unterschiede des Vitamin-C-Gehaltes bei systematischen Gruppen.

In diesem Zusammenhang sei noch einmal die Arbeit über den VC-Gehalt in Pflanzen von SEYBOLD und MEHNER (1948) angeführt. Die Verfasser stellen darin fest, daß der VC-Gehalt der Blätter bei den verschiedenen Familien der Spermatophyten unterschiedlich ist. Es ließe sich nun denken, daß Pflanzen aus der Familie der Kompositen, die nach den genannten Autoren zu einer Gruppe mit relativ geringem VC-Gehalt zählen, auch schon im Samen ein erblich festgelegtes Unterverhältnis in den beiden Stoffgruppen besitzen, das freilich bei normaler Keimung noch nicht zu Störungen Anlaß geben muß. Es wäre zu prüfen, ob eine Zugabe von AS bei Samen dieser Familie eine Förderung der Atmung bewirkt. Die negative oder geringe Wirkung bei *Sinapis* und *Lepidium*, die beide zu den an VC relativ reichen Kruziferen gehören, könnte dadurch verständlich werden, daß die Zugabe gar keinen Mangel an Wirkstoff ausgleicht.

f) Vitamin C und Säurewirkung.

Weiterhin ist zu erwägen, ob das Ergebnis außer durch die schon erwähnten Umstände etwa durch eine Nebenwirkung der AS bedingt ist. Hier ist vor allem die Säurewirkung zu bedenken. Diese beruht wohl auf den beiden enolischen Hydroxylgruppen am 2. und 3. C-Atom der AS, die dank der benachbarten Carboxylgruppe besonders reaktionsfähig sind:



Je nach der gebotenen Konzentration wird ja der Samen bei der Quellung in einen p_H-Bereich gebracht, der als Eigenschaft des Mediums die physiologischen Abläufe in ganz bestimmte Richtung lenken kann. Für die Konzentration AS $1:10^2$ ließe sich danach eventuell die hemmende Wirkung erklären, da ja die Lösung einen p_H-Wert von 3 besitzt, also schon stark sauer ist. Demgemäß könnten auch die übrigen Konzentrationen allein durch die Säurewirkung einen hemmenden oder sogar fördernden Einfluß ausüben. Um diese Überlegung zu prüfen,

wurden daher BS-Lösungen vom gleichen p_H wie die AS-Lösungen hergestellt und die Samen mit ihnen unter sonst gleichen Bedingungen wie bei den AS-Versuchen behandelt. Die Atmungswerte der Säureversuche liegen gegenüber den Versuchen mit AS für die Konzentrationen:

$$\text{AS } 1:10^2 = p_H\ 3$$
$$\text{AS } 1:10^3 = p_H\ 3{,}9$$
$$\text{AS } 1:10^4 = p_H\ 5{,}4$$

stets höher als die entsprechenden AS-Versuche (Abb. 2, Fig. b). Ja für p_H 5,4 entsprechend einer AS-Lösung $1:10^4$ tritt sogar eine gewisse Förderung über den Normalbereich hinaus in Erscheinung. Dasselbe p_H 5,4, das einer BS-Lösung $1:4 \times 10^4$ zukommt, verursacht bei *Lepidium* eine noch deutlichere Förderung (Abb. 3, Fig. b). Daraus ist zu schließen, daß der Säurecharakter weder die Wirkung des VC im Sinne einer Atmungsförderung hemmt noch die an sich gezeigte Hemmung verstärkt. Ebenso kann er aber auch nicht für die geringe Förderung bei AS $1:10^6$ verantwortlich sein, da der entsprechende p_H-Bereich bei BS eine größere Förderung bedingt.

Die beträchtliche Atmungserhöhung durch Zugabe von BS, besonders bei *Lepidium*-Samen, läßt sich vielleicht mit G. W. Pucher (1949) daraus verstehen, daß die Säure, die ja auch als Zwischenglied des Chemismus des Atmungsablaufes bekannt ist, direkt veratmet werden kann. Dadurch erklärt sich aber auch, daß die Atmungswerte hier die Normalwerte im Maximum der Kontrolle übersteigen, denn das verfügbare Atmungsmaterial wird durch die Säurezugabe offenbar vermehrt. Daß jedoch keine Spezifität der BS bestand, bewies ein Parallelversuch mit Oxalsäure, dessen Ergebnis auf der gleichen Linie wie die BS-Versuche lag.

g) Vitamin C und das Wachstum.

Endlich vertreten, wie schon erwähnt, mehrere Autoren die Auffassung, daß das VC ein Wuchsstoff sei, der den Zellstreckungs- oder den Zellteilungsprozeß regelt. So führte ja v. Hausen (1935) das höhere Trockengewicht seiner Versuchspflanzen auf den Zusatz von VC zur Nährlösung zurück. Wenn aber auch das VC als Wachstumsregulator in den Wachstumsprozeß eingriffe, so darf doch nicht übersehen werden, daß die vermehrte Zellstreckung oder Zellteilung einen erhöhten Energieverbrauch bedingt, der letztlich in eine gesteigerte Atmung ausmündet. Also ist auch in diesem Falle eine Intensitätserhöhung der Atmung zu erwarten. Sie ist in den Kurven nicht oder nur schwach ausgeprägt. Dennoch schließt dieses Ergebnis der hier an Keimlingen angestellten Versuche nicht völlig aus, daß der etwaige Regulator erst zu einem späteren Zeitpunkt wirksam werde, oder aber, daß zwar die Zellteilungs-

rate schon früher erhöht wird, daß jedoch infolge mangelnder Baustoffe eine Zellstreckung nicht eher erfolgen kann, als bis nach Einsetzen der Photosynthese solche Baustoffe und damit auch Atmungsmaterial gebildet und zur Bedarfsstelle befördert werden.

Da bei den Versuchen mit AS keine bzw. bei einer Konzentration $1:10^6$ nur eine geringe Atmungssteigerung zu beobachten war, lag es nahe, die Atmungswerte mit solchen zu vergleichen, die sich bei Zugabe eines bekannten Wuchsstoffes ergeben. Als solcher wurde β-IES gewählt, deren Wirksamkeit schon vielfach geprüft und bestätigt wurde. Die Konzentrationsoptima für IES liegen bekanntlich für Sproß und Wurzel bei verschiedenen Werten. Das Optimum der Wachstumssteigerung für die *Lepidum*wurzel wird mit der sehr geringen Konzentration $1:10^{11}$ angegeben. Da unsere Versuche die Samenkeimung während der ersten 3—4 Tage betrafen, in denen vor allem die Wurzelentwicklung im Vordergrund steht, wurde daher diese Konzentration angewandt. Die Samen, die in Petrischalen auf Filtrierpapier mit bidestilliertem Wasser vorgekeimt waren, wurden auf das mit dem gelösten Wuchsstoff getränkte Keimbett aus 4 Lagen Filtrierpapier gelegt und in die Atmungskammer gebracht.

Wenn nun die IES-Kurve (Abb. 3, Fig. b) bei der minimalen Konzentration von $1:10^{11}$ noch eine deutliche Atmungshemmung wenigstens bis zur 45. Std offenbart, so bestätigt das Ergebnis zumindest die Angaben GODDARDS (1948) über die Beziehungen des Stoffwechsels zum Wachstum und zeigt, daß Wachstum und Atmung vielleicht nicht unbedingt in ihren Ausmaßen miteinander korreliert sein müssen.

Da das physiologische Geschehen, in das wir erst einen geringen Einblick gewonnen haben, sicherlich in einem komplizierten Ineinandergreifen der verschiedenen Außenbedingungen einerseits und der noch fast völlig unbekannten, im pflanzlichen Organismus tätigen Wirkstoffe andererseits besteht, sollten Kombinationsversuche einen Anfang zur Prüfung der Zusammenhänge darstellen. Dabei wurden für alle 3 verwendeten Stoffe, nämlich AS, BS und IES, die als optimal erkannten Konzentrationen eingehalten. Eine gewisse Berechtigung zu diesen Versuchen gab eine von COMMONER und THIMANN (1941) geäußerte Mitteilung. Danach soll die IES bei gleichzeitiger oder vorhergehender Zugabe einer C_4-Säure wie BS oder Äpfelsäure, die ja als wichtige Zwischenprodukte des Atmungsstoffwechsels schon seit längerer Zeit bekannt sind, bei *Avena*-Koleoptilen viel bessere Erfolge zeitigen, als wenn die IES allein verwendet wird.

Nun zeigt das Ergebnis in der Tat, daß bei der Kombination von BS $1:4\times10^4$ und IES $1:10^{11}$ eine Förderung der Atmung auftritt (Abb. 3, Fig. c). Beim Vergleich mit den Kurven für BS und IES allein (Abb. 3, Fig. b) erhellt jedoch, daß bei der kombinierten Gabe nur eine

Kompensation zwischen der hemmenden Wirkung der IES und der fördernden der BS eintritt, denn sonst müßte die Atmungssteigerung über die der BS allein hinausgehen.

Der entsprechende Versuch der Kombination von AS $1:10^6$ und BS $1:4\times10^4$, bei dem die Samen zuerst in der AS-Lösung vorgequollen, dann in Petrischalen auf mit BS-Lösung getränktes Filtrierpapier gelegt wurden, zeigt jedoch bemerkenswerterweise keine Addition der fördernden Wirkungen der beiden Stoffe, die man auf Grund des Befundes bei IES und BS vielleicht erwarten könnte. Vielmehr offenbart sich im Ergebnis eine starke Streuung der Atmungswerte über einen großen Schwankungsbereich, was möglicherweise auf physiologische Störungen schließen läßt.

Mit diesem unterschiedlichen Einfluß des bekannten Wuchsstoffes (IES) einerseits und des vermuteten (AS) andererseits ergibt sich aber, daß diese beiden Stoffe in ihrer Wirkung auf die Atmung nichtidentisch sind und daß die BS schon allein zu einer Atmungssteigerung genügt. Die Förderung der Atmung durch Kombination von IES und einer C_4-Säure beruht also nur auf einem scheinbaren Kausalzusammenhang.

Wenn nun die Kombination von AS $1:10^6$ und IES $1:10^{11}$ in einer Kurve resultiert (Abb. 3, Fig. d), bei der wiederum eine Kompensation der beiden Substanzen im Vergleich zu ihrer Wirkung im Einzelzusatz erkennbar wird (Abb. 3, Fig. b), so bestätigt das nur noch einmal den oben erhobenen Befund, daß die beiden Stoffe die Atmung verschieden beeinflussen. Zu dem entsprechenden Ergebnis für das Wachstum der *Avena*-Koleoptilen bei der gleichen Stoffkombination kommt auch E. Raadts (1948).

Die Ergebnisse der Versuche an *Lepidium* lassen auf keinen Fall den Schluß zu, daß das VC ein Wuchsstoff sei. Die Möglichkeit einer Nachwirkung, die den Wachstumseffekt also erst später sichtbar werden läßt, soll aber angesichts der zahlreichen Angaben in der Literatur nicht einfach abgelehnt werden. Die Versuchsergebnisse jedoch können einen einfachen Kausalzusammenhang in diesem Sinne nicht erweisen. Sie widerlegen aber nicht die Alternative, daß das VC *keine* Funktion für die Pflanze besitzt, sondern ein *Abfallprodukt* der photosynthetischen Prozesse darstellt. Wenn nun Saprophyten und Parasiten, wie z. B. *Orobanche* und Pilze, also chlorophyllfreie Pflanzen, meist einen geringen VC-Gehalt aufweisen (Seybold und Mehner 1948), so mag es sein, daß sie dieses VC ihren Wirten zufällig mitentnommen haben. Das VC kann aber für sie auch ein notwendiger Wirkstoff sein, der in dieser geringen Menge für die physiologischen Abläufe völlig ausreicht. Unter diesem Aspekt könnte man dann einen großen Teil des in der Pflanze gespeicherten VC als *Überschußprodukt* auffassen, und nur der kleinere Teil davon würde in Funktion treten. Um diese Frage zu prüfen, müßten

Pflanzen oder Samen, deren VC-Gehalt experimentell beseitigt wird, oder Pflanzen, denen die Fähigkeit, VC zu bilden, im Erbgut mangelt, unter Bedingungen verwendet werden, die eine kontrollierbare Aufnahme des anzubietenden VC erlauben.

Zusammenfassung.

1. Ausgehend von der Überlegung, daß das VC für die Pflanzen, die das VC erzeugen, eine physiologische Funktion im Sinne einer Wachstumsförderung haben könnte, wurde die Einwirkung zugesetzter AS auf die Atmung als Maß des Wachstums bei Keimlingen von *Sinapis alba* und *Lepidium sativum* untersucht. Die Samen wurden in verschiedenen Konzentrationen der AS vorgequollen, und die Atmung unter definierten Bedingungen mit Hilfe des URAS gemessen.

2. Aus dem Vergleich der gewonnenen Werte läßt sich eine Förderung der Atmung während der Frühentwicklung nur bei der geringen Konzentration von AS $1:10^6$ feststellen. Bei allen höheren Konzentrationen macht sich eine zunehmende Hemmung bemerkbar. In entsprechender Weise verhält sich der Keimprozentsatz.

3. Die Hypothese MENTZERS (1940), daß das VC als Mobilisator der Keimung diene, eine Zugabe von AS an die quellenden Samen also eine frühere Keimung bewirke, konnte nicht bestätigt werden.

4. Für die Auffassung des VC als eines Redoxsystems, das in den Atmungsvorgang beschleunigend eingriffe, bieten die vorliegenden Ergebnisse kaum eine Stütze.

5. Die Möglichkeit, daß dieselben Versuche an Vertretern der Familie der Kompositen oder anderen von Natur aus VC-armen Pflanzen positiv ausfallen, muß vorläufig offengelassen werden.

6. Die Versuche erweisen, daß weder die Förderung noch die Hemmung der Atmung durch VC-Gaben auf der Säurewirkung der AS beruhen. Die in der Arbeit genannten organischen Säuren verursachen stets eine höhere Atmung als die AS-Zusätze von gleichem p_H-Wert.

7. Die Theorie v. HAUSENS (1935), daß das VC in jedem Falle ein Wuchsstoff, also ein Phytohormon sei, erfährt durch die beschriebenen Versuche keine Bestätigung. Kombinationsversuche entsprechend den Angaben von COMMONER und THIMANN (1941) führen entgegen der Ansicht der Autoren zu dem Ergebnis, daß die Wachstums- und Atmungssteigerung durch β-IES-Behandlung bei Zugabe einer C_4-Säure, zumindest bei den in der vorliegenden Arbeit verwendeten Objekten, nur durch einen scheinbaren Kausalzusammenhang bedingt ist. Eine Steigerung erfolgt schon durch die Anwesenheit einer C_4-Säure allein. Bei Kombination von AS und C_4-Säure tritt keine Atmungssteigerung ein.

8. Die gegenteilige Ansicht der Wirkstofftheorie, daß nämlich das VC überhaupt keine Funktion im Stoffwechsel besitze, sondern ein Abfallprodukt sei, wird durch die Ergebnisse nicht widerlegt und bleibt offen.

Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. August Seybold, danke ich sehr herzlich für das anregende Interesse und die freundlichen Ratschläge, mit denen er meine Arbeit gefördert hat. Auch Herrn Prof. Dr. Karl Egle, Frankfurt a. M., bin ich für wertvolle Anregungen und Hinweise zu Dank verpflichtet.

Literatur.

Bukatsch, F.: Planta (Berl.) **30**, 118 (1939); **31**, 109 (1940). — Commoner, D., and Thimann: J. Gen. Physiol. **24**, 279 (1941). — Davies, Atkins and Hudson: Nature (Lond.) **137**, 618 (1936). — Ann. of Bot., N. s. **1**, 329 (1937). — Egle, K., u. Ernst: Z. Naturforsch. **4 b**, 351 (1949). — Egle, K., u. Schenk: Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 180 (1951). — Goddard, D. R.: Growth, Suppl. **12**, 17 (1948). — Hausen, v.: Nature (Lond.) **136**, 516 (1935). — Biochem. Z. **288**, 378 (1936). — Hsiang-Chuan-Hou: Chem. Zbl. **1936 II**, 2559. — Kolkwitz: Ber. dtsch. bot. Ges. **19**, 285 (1901). — Mentzer, C.: Bull. Soc. Chim. biol. Paris **22** (1940). — Pucher, Vickery, Ginter, Nolan and Leavenworth: J. of biol. Chem. **178** (1949). — Raadts, E.: Planta (Berl.) **36**, 103 (1948). — Raadts u. Söding: Naturwiss. **34**, 344 (1947). — Robertson, T. S.: Austral. J. Exper. Biol. a. Med. Sci. **25** (1947). — Seybold, A.: Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 83 (1942). — Seybold, A., u. Mehner: Über den Gehalt von Vitamin C in Pflanzen. Sitzgsber. der Heidelberg. Akad. der Wiss. 10. Abh. Heidelberg: Springer 1948. — Stålfelt, M.: Biol. Zbl. **46**, 1 (1926). — Strugger u. Baumeister: Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 5 (1951). — Virtanen, A.: Experientia (Basel) **5**, 313 (1949).

Dr. Wolfgang Franke, Heidelberg,
Botanisches Institut, Bergheimerstr. 1.

Planta, Bd. 41, S. 214—239 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart.

ZUSAMMENHÄNGE ZWISCHEN AUSTREIBEN UND ATMUNG BEI DER KARTOFFELKNOLLE.

I. Mitteilung.

DIE HEMMUNG DES AUSTREIBENS DURCH FERMENT-INHIBITOREN, INSBESONDERE URETHANE.

Von

CHRISTIAN DETTWEILER.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Juli 1952.)

I. Einleitung.

Da stets ein starker Atmungsanstieg vorausgeht, bevor das Austreiben der Kartoffel einsetzt, soll im folgenden versucht werden, zu einer jederzeit wirksamen einfachen Kontrolle desselben auf dem Wege über die Beeinflussung der damit offenbar gekoppelten Atmungsvorgänge zu gelangen.

Über die physiologischen Vorgänge beim Austreiben der Kartoffelknolle ist auch heute trotz vieler Arbeiten über ihre Inhaltsstoffe erst wenig bekannt. Die reife Knolle enthält während der ersten 6 Wochen nach der Ernte in ihren Schalenpartien einen ätherextrahierbaren, wasserlöslichen Hemmstoff noch unbekannter Natur, der sie in dieser Zeit am Austreiben hindert. Dieser ist nach etwa 8 bis 10 Wochen jedoch restlos verschwunden, und die „Keimung" wird nunmehr nur durch eine kühle Lagerung verzögert (HEMBERG 1947). Behandlung ruhender Knollen mit Äthylenchlorhydrin bringt den Hemmstoff rasch zum Verschwinden, ebenso mehrtägiges Einlegen solcher Augenstecklinge in 2%ige Glutathionlösung, worauf in beiden Fällen die Augen alsbald auszutreiben beginnen (HEMBERG 1949, 1950). Das Austreiben nicht ruhender Knollen läßt sich in praktisch brauchbarer Form durch Anwendung überdosierter Wuchsstoffe längere Zeit verzögern (GUTHRIE 1938ff. u. a.), doch treten hierbei gelegentlich erhebliche Versager auf (WILSON und MCKEE 1948, GEBERT 1951). Diese dürften hauptsächlich bedingt sein durch den erst im Laufe des Winters erheblich ansteigenden Eigengehalt der Knolle an Wuchsstoff (HEMBERG 1949), so daß die gleiche äußerlich applizierte Wuchsstoffmenge bei ungenügend hoher Dosierung im Winter zunächst noch eine Stimulierung des Austreibens bewirken kann, während im Frühjahr das Wuchsstoffoptimum in der Knolle durch dieselbe leicht überschritten wird, was dann zur Hemmung des Austreibens führt, ein Unsicherheitsfaktor, der in praxi noch durch die relativ hohe Flüchtigkeit mancher dieser Wuchsstoffester verstärkt wird.

Nach BOSWELL und WHITING (1938) verlaufen etwa $^2/_3$ der normalen Atmung der Kartoffelknolle über das Polyphenoloxydasesystem. SZENT-GYÖRGYI (1938) konnte drei verschiedene Atmungssysteme in der Knolle nachweisen bzw. durch Auffindung der dazu gehörigen Fermente wahrscheinlich machen: 1. das Polyphenoloxydasesystem, 2. das System Ascorbinsäure $\rightleftharpoons$ Dehydroascorbinsäure, und 3. das nach ihm benannte C_4-Dicarbonsäurensystem. Gerade letzteres Atmungssystem,

das wir heute in dem Zitronensäurezyklus zusammenfassen, wäre nun in der Lage, die für das Austreiben im Frühjahr erforderlichen erheblichen Energiemengen rasch genug umzusetzen und bereitzustellen, was die nur langsam verlaufende eisenkatalysierte Atmung nicht vermag. Die Bedeutung der in der Knolle reichlich vorkommenden Polyphenoloxydase war dabei bislang noch umstritten und ungewiß (Szent-Györgyi und Vietorisz 1931), doch weist Sutter (1936) darauf hin, daß die bei der Phenoloxydation gebildeten o-Chinone als Akzeptoren für den durch Dehydrasen gebildeten H_2 der Zellsubstrate fungieren können. — Eine gewisse Beziehung zwischen Wachstum und Atmung wurde schon durch Bonner (1933, 1936) gefunden, der das Streckungswachstum und die O_2-Aufnahme isolierter *Avena*-Koleoptilen durch relativ hohe Dosen von Cyanid (0,01—0,1%!) und Phenylurethan in gleicher Weise hemmen konnte. Howard und McClintock (1940) fanden eine außerordentlich starke Wachstumshemmung desselben Objektes durch 10^{-3} M Monojodessigsäureamid, einen spezifischen Hemmstoff mehrerer Dehydrasen. Commoner und Thimann (1941) konnten dann schließlich zeigen, daß bei einer vollständigen Wachstumshemmung durch Monojodazetat die O_2-Aufnahme von *Avena*-Koleoptilschnitten nur um 10% verringert war, sich aber durch Zugabe von C_4-Dicarbonsäuren teilweise wieder aufheben ließ. Nach neuesten Untersuchungen (Bonner und Thimann 1950) scheint der entscheidende Wachstumsschritt bei der *Avena*-Koleoptile in der oxydativen Umwandlung der Brenztraubensäure in Essigsäure vermittels eines sulfhydrylhaltigen, dem Zitronensäurezyklus nahestehenden Enzymes vorzuliegen.

Zunächst wurde geprüft, ob dies bei der Kartoffel durch Anwendung von Inhibitoren von Dehydrasen des Krebs-Zyklus möglich ist, wobei diese mit Rücksicht auf die praktischen Auswirkungen möglichst keinerlei Schädigung der damit behandelten Knollen verursachen sollten.

II. Die Behandlung von Kartoffeln mit Fermentinhibitoren.

a) Versuchsmaterial und Methodik.

Zur Verwendung gelangten einwandfreie marktgängige frühe, mittlere und späte Kartoffelsorten; wo nicht anders angegeben und besonders in den ersten Versuchen die Sorte „Böhms Mittelfrühe". Es wurden stets unzerteilte, ganze Knollen in geeigneter Weise mit den gasförmigen Wirkstoffen behandelt, entweder, indem die Flüssigkeiten direkt bzw. in Alkohol gelöst in Filtrierpapier aufgesaugt wurden (das Lösungsmittel wurde vor dem Einlegen des Streifens in das Versuchsgefäß wieder verdunsten gelassen), oder indem die meist festen Verbindungen gewöhnlich als Verreibung in Talkum bei einer konstanten Dosierung von 100 g fertiger Verreibung auf 50 kg Kartoffeln gleichmäßig zwischen diese gestreut wurden. Nur zu Beginn der Versuche gelangte Phenylurethan in einigen Fällen in einem erhitzten Schmelztiegel zur Verdampfung. Je Versuch wurden etwa 1—2 kg Kartoffeln (in den letzten Versuchen etwa 4 kg) in zylindrischen Glasgefäßen von $3^1/_2$—4 Liter Inhalt untergebracht. Da es sich als unvorteilhaft erwiesen hatte, wenn die Gläser nur mit einem Pappdeckel verschlossen waren, wurden sie stets mit einer lose aufgelegten Glasscheibe bedeckt. Die Einwirkungsdauer betrug in den ersten Versuchen mit Halogenfettsäuren nur 3 Tage, in allen späteren Versuchen 3—4 Monate. Die Versuche wurden meist zwischen Spätherbst und dem nächsten Sommer durchgeführt, ein prinzipieller Unterschied in der Wirkung der Hemmstoffe ergab sich dabei nicht, auch dann nicht, wenn die Kartoffeln zwecks Erzielung baldiger Ergebnisse in einem „Schnelltest" gleichzeitig mit der Beigabe der Hemmstoffe durch etwa 2 mM/L Äthylenchlorhydrin aus ihrer Ruhe-

periode aufgeweckt wurden, was im Winter regelmäßig durchgeführt wurde. Auf diese Weise gelang es, schon nach etwa 2 Wochen die hemmenden oder nicht hemmenden Eigenschaften einer unbekannten Substanz zu erkennen, doch wurden die Versuche dann noch etwa 3 Monate lang weiterbeobachtet und zum Schluß dann das Keimgewicht bestimmt. Die Lagerung erfolgte, da die Hemmung auch unter möglichst ungünstigen Verhältnissen sicher erfolgen sollte, meist bei Zimmertemperatur, so daß die Kontrollen stets kräftig austrieben. Lagerung im ungeheizten Raume ergab trotz der Behandlung mit Äthylenchlorhydrin eine so starke Verzögerung des Auskeimens auch der Kontrollen, daß Unterschiede kaum heraustraten. Die Auswertung der Ergebnisse erfolgte besonders in allen späteren Versuchen so, daß neben Kontrollfotos das Keimgewicht in Gramm je Kilogramm Knollen bestimmt und dann auf die Kontrolle = 100 in Prozent angegeben wurde. Daneben wurden fallweise noch Beobachtungen über p_H-Veränderungen, Länge und Art der Keime, Geschmack, Haltbarkeit usw. gemacht. Ausführliche Untersuchungen über Gewichts-, Stärke- und andere Verluste bei der Lagerung und im Nachbau der so behandelten Kartoffeln waren dem Verfasser in den Nachkriegsjahren nicht mehr möglich. Über diese mehr für die Praxis wichtigen Einzelheiten, wie besonders Keimzahlen und Gewichtsverluste usw. bei der Einlagerung berichten BAUMEISTER 1951 sowie besonders auch QUANTZ 1949a, b.

b) Experimentelles.

Da zunächst nur mit ganzen, unzerteilten Knollen gearbeitet werden sollte, kamen nur solche Inhibitoren in Frage, die entweder selber bereits eine gewisse Flüchtigkeit besaßen oder sonst durch geeignete Veresterung bei normaler Temperatur genügend zur Verdampfung gebracht werden konnten; auch sollten diese Stoffe möglichst nicht gesundheitsschädlich sein. Hierdurch schieden bereits a priori eine ganze Reihe bekannter Inhibitoren aus, andererseits waren diese bisher stets nur als Zusätze zu Lösungen verwendet worden, während hier eine gasförmige Fernwirkung versucht werden sollte, um nicht mit zerteilten Knollen arbeiten zu müssen. Zur prinzipiellen Klärung der Frage, ob überhaupt bei der Kartoffel die Keimung über Dehydrasen des Zitronensäure-Zyklus kontrolliert wird, schien die Monojodessigsäure nach den bisherigen Befunden besonders geeignet, da sie ein spezifischer Hemmstoff für verschiedene Dehydrasen und verwandte Enzyme ist, darunter der der C_4-Dicarbonsäurendehydrasen. Diese Verbindung ist aber sehr aggressiv und reizt die Schleimhäute heftig, so daß zunächst nach anderen, gängigen Homologen gesucht wurde. Nun hatten LUNDSGAARD (1930a, b) sowie BRAUNSTEIN und LEWITOW (1932) gefunden, daß die Monobromessigsäure (10^{-4} M), ebenso wie die Monojodessigsäure imstande ist, die Phosphorylierung bei der alkoholischen Gärung zu hemmen. Ähnlich wirken auch Monochloressigsäure und einige andere Verbindungen, während Di- und Trichloressigsäure die Zellen sofort abtöten. Es sind aber auch alle diese genannten Verbindungen heftige Augenreizstoffe, rufen Blasen auf der Haut hervor und scheiden somit von selber für die Behandlung von Kartoffeln aus. ROARK und

Cotton (1928) versuchten bereits, diese unangenehmen Eigenschaften einer Reihe von Halogenfettsäureestern bei gasförmiger Anwendung für die Schädlingsbekämpfung auszunützen. Sie fanden interessanterweise dabei, daß neben der gewünschten insektiziden Wirkung der Methyl-Äthyl- und Isopropylester der Monochloressigsäure diese auch eine Schädigung der Keimfähigkeit des behandelten Getreides hervorriefen, gingen dieser Beobachtung aber nicht weiter nach. Nun besitzen die bromsubstituierten Halogenfettsäureester aber eine geringere Reizwirkung als die chlorsubstituierten, so daß für den Anfang einige im Handel erhältliche Monobromessigsäureester und ähnliche Verbindungen für die Behandlung von Kartoffeln verwendet werden konnten.

Für den ersten orientierenden Versuch wurde zunächst der Monobromessigsäuremethylester verwendet, eine freilich noch recht aggressive Flüssigkeit, die im Versuchsgefäß auf Filtrierpapier zum Verdampfen gebracht wurde.

Versuch 1.

Kartoffeln der Sorte „Frühbote" und „Böhms Mittelfrühe" wurden am 24. 3. 43 in Parallelversuchen in Einmachgläsern 3 Tage lang mit verschiedenen Dosierungen des Monobromessigsäuremethylesters behandelt und bis zum 8. 4. 43 bei Außentemperatur im Dunkeln gelagert.

Tabelle 1. *Keimungshemmung der Kartoffel durch Bromessigsäuremethylester* (24. 3. bis 8. 4. 43).

	Ergebnis am 8. 4. 43
1. Kontrolle, unbehandelt	gut gekeimt
2. Bromessigsäuremethylester 10^{-3} M/L	stark geschädigt, Faulstellen
3. Bromessigsäuremethylester 10^{-4} M/L	gut, vollständig ungekeimt
4. Bromessigsäuremethylester 10^{-5} M/L	gut, Hemmung unvollständig

Am 8. 4. wurden die ungenügend gehemmten Kartoffeln von Nr. 4 erneut mit $2 \cdot 10^{-5}$ M/L des Esters nachbehandelt, alle in den verschlossenen Gefäßen stehengelassen und am 14. 4. beide Serien Nr. 3 und 4 herausgenommen und halbiert. Die eine Hälfte blieb offen an der Luft liegen und wies in allen Fällen am 2. 6. bis zu 5 cm lange Keime auf, die Knollen hatten also die Behandlung gut überstanden. Die andere Hälfte wurde nach Vorbehandlung mit 2 mM/L Äthylenchlorhydrin am 16. 4. im Freiland eingepflanzt und hatte am 2. 6. etwa 30 cm lange dichte Sprosse über dem Erdboden ausgetrieben.

Dieser Vorversuch zeigt, daß eine reversible Hemmung der Keimung durch den Monobromessigsäuremethylester ab etwa 10^{-4} M möglich ist, wobei eine höhere Dosierung die Knollen schädigt, schwächere nicht mehr genügend hemmt.

Da bekannt war, daß auch die Brompropionsäure ähnliche fermenthemmende Eigenschaften besitzt wie die Bromessigsäure, wurde im nächsten Versuch untersucht, ob mit zunehmendem Molekulargewicht und längerer Kette durch Veresterung mit höheren Alkoholen eine Maskierung der unerwünschten Reizwirkung unter Erhaltung der fermenthemmenden Eigenschaften möglich war.

Versuch 2.

Kartoffeln wie in Versuch 1 wurden diesmal in nur lose mit einer Pappscheibe bedeckten Gläsern am 27. 3. 43 3 Tage lang mit folgenden Substanzen behandelt: (s. Tabelle 2).

Tabelle 2. *Keimungshemmung durch Halogenfettsäuren und deren Ester* (27. 3. bis 8. 4. 43).

		Ergebnis am 8. 4. 43	
1. Kontrolle, unbehandelt		gut gekeimt,	Geschmack gut
2. Bromessigsäure	10^{-4} M/L	gut gekeimt,	Geschmack wie Kontrolle
3. Bromessigsäure	10^{-5} M/L	gut gekeimt,	Geschmack wie Kontrolle
4. Bromessigsäuremethylester	10^{-4} M/L	gut gekeimt,	Geschmack wäßrig
5. Bromessigsäuremethylester	10^{-5} M/L	gut gekeimt,	Geschmack wäßrig
6. Brompropionsäure	$5 \cdot 10^{-4}$ M/L	schwach gekeimt,	Geschmack wäßrig
7. Brompropionsäureäthylester	$5 \cdot 10^{-4}$ M/L	ungekeimt,	Geschmack wäßrig
8. Brompropionsäureäthylester	$5 \cdot 10^{-5}$ M/L	schwach gekeimt,	Geschmack wie Kontrolle
9. Brompropionsäurepropylester	$5 \cdot 10^{-4}$ M/L	ungekeimt,	Geschmack wäßrig ohne Aroma.

Der eingetretene Mißerfolg bei 2—5 läßt sich wahrscheinlich auf die nur mangelhafte Abdichtung der Gefäße mit Pappdeckeln zurückführen, wodurch ein Teil der flüchtigen Substanzen vorzeitig unkontrollierbar entwich. Die Brompropionsäure und deren Ester wirkten jedenfalls hier stärker als die Homologen der Essigsäure. Die Reizwirkung des Brompropionsäurepropylesters war ferner wesentlich geringer als die des betreffenden Äthylesters. Nachdem am 8. 4. die Gefäße geöffnet stehenblieben, hielt bei den Propionsäureverbindungen noch längere Zeit ein deutlicher aromatischer Geruch nach den Estern in diesen Gefäßen an. Bis zum 2. 6. hatten außer den Nr. 1—5 auch die Kartoffeln aus Versuch 6 und 8 längere Keime entwickelt, „Frühbote" solche von etwa 5 cm, „Böhms Mittelfrühe" von etwa 10 cm Länge, während die stärkeren Dosierungen eine anhaltende Keimungshemmung bewirkt hatten. Die empfindlichere Sorte „Frühbote" zeigte mehrfach Schäden und Faulstellen. Entsprechend dem Gesetz der homologen Reihen von WARBURG (1910/11) scheint auch hier mit steigender Lipoidlöslichkeit

der Verbindung vom Äthyl- zum Propylester die Hemmungswirkung der Substanzen zuzunehmen, während die Reizwirkung auf die Schleimhäute und damit die Schädigung der Kartoffeln geringer werden.

Nach diesen Ergebnissen mit den Halogenfettsäuren war anzunehmen, daß die Keimung der Kartoffel hauptsächlich über Dehydrasen von C_4-Dicarbonsäuren aus dem Zitronensäure-Zyklus kontrolliert wird, die von den zur Anwendung gelangten Konzentrationen gehemmt werden. War dies wirklich der Fall, so mußten auch andere Verbindungen mit gleicher Wirkung die Keimung hemmen. Tatsächlich gelang dies auch mit einer größeren Anzahl weiter unten beschriebener Substanzen, von denen einige auch erhebliche Vorteile für eine praktische Anwendung besaßen. Es war nun von Interesse, wie groß der Anteil dieses Atmungsweges an der Gesamtatmung der Knolle war. Für ausgewachsene Kartoffel*keime* war dies in Vorversuchen möglich durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Dr. SIMONIS und Herrn Prof. Dr. BÜNNING, Tübingen. Ich konnte dort im Sommer 1948 mit Hilfe einer bei SIMONIS (1947) beschriebenen modifizierten Apparatur nach VAN DER PAAUW einige Atmungsmessungen an ganzen Kartoffelkeimen durchführen, bei denen der O_2-Verbrauch ermittelt wurde. Leider mußten diese erst im Mai 1948 begonnenen Versuche bereits vorzeitig im Juli aus äußeren Gründen abgebrochen werden. In den mitgeteilten Vorversuchen wurden lediglich Relativwerte an der Druckschraube abgelesen, ohne Umrechnung auf den tatsächlichen O_2-Verbrauch, da das zur Verfügung stehende Material uneinheitlicher Herkunft und stark mit der Kartoffellaus, *Mycodes latysiphon*, befallen war. Aus diesen Gründen mußte eine erhebliche Streuungsbreite angenommen werden, doch waren die Ergebnisse prinzipiell ähnlich:

1. Durch 20 min Vakuuminfiltration etwa 5 cm langer Kartoffelkeime mit $5 \cdot 10^{-4}$ M Bromacetamid sank der O_2-Verbrauch der Keime innerhalb der nächsten Stunde in 3 Versuchen um 21,8, 24,5 bzw. 31,8% bei der gleichen Konzentration, die in den vorigen Versuchen 1 und 2 zu einer völligen Keimungshemmung ausgereicht hatte.

2. In einem anderen Versuch reduzierten $5 \cdot 10^{-4}$ M Bromacetamid den O_2-Verbrauch um 39,4%. Nach erneuter Vakuuminfiltration von diesmal 40 min mit 10^{-3} M Fumarat ging die Hemmung auf 26,5% zurück. Da die Aufhebung unvollständig war, mußte damit gerechnet werden, daß bei der zweiten Infiltration die neue Flüssigkeit nur unzureichend in die mit Bromacetamid bereits + vollständig imbibierten Keime eingedrungen war. Deshalb wurde in den folgenden Versuchen die Infiltration stets mit beiden Verbindungen gleichzeitig vorgenommen. Eine andere, mir erst später bekannt gewordene Erklärungsmöglichkeit dafür geben THIMANN und BONNER (1948), die bei dem Versuch, die Wachstumshemmung der *Avena*-Koleoptile durch Jodazetat mit C_4-Dicarbonsäuren aufzuheben, gelegentlich sogar eine Verstärkung der Hemmung fanden, was jedoch durch bessere O_2-Versorgung der Schnitte (nicht völliges Eintauchen in die Lösung) vermieden werden konnte. Anscheinend verhinderte das Jodazetat dabei auch die Aufnahme der organischen Säuren, denn es erfolgte stets eine zuverlässige Aufhebung der

Hemmung, wenn das Jodacetat erst einige Stunden nach den organischen Säuren zugegeben wurde.

3. Bei *gleichzeitiger* Infiltration der Keime mit $5 \cdot 10^{-4}$ M Bromacetamid und 10^{-3} M Fumarat betrug die Atmungshemmung nur noch 2,7 und 8,1%, in einem dritten Versuch trat eine leichte Förderung von 2,2% auf.

4. 10^{-3} M Fumarat allein bewirkte eine leichte Atmungshemmung um 1,8, 5,2 und 9% statt einer erwarteten Förderung. Die Ursache dafür mag in der unter 2. erwähnten mangelhaften Versorgung der Keime mit O_2 infolge der Infiltration liegen.

5. $3 \cdot 10^{-2}$ M KCN + $5 \cdot 10^{-4}$ M Bromacetamid bewirkten nicht, wie angenommen, eine starke Atmungshemmung. Vielmehr war sogar eine geringe Stimulierung der Atmung durch diese sehr hohe KCN-Konzentration festzustellen: einmal eine Steigerung der O_2-Aufnahme um 9,4%, zweimal eine nur geringe Hemmung von 10 und 9,7% anstatt einer 20—40%igen durch Bromacetamid allein. Es hatten sich offenbar durch das Cyanid stimulierend wirkende intermediäre Stoffwechselprodukte angehäuft, während selbst diese hohe Blausäurekonzentration noch keineswegs zur Ausschaltung der Sauerstoffatmung ausreichte. Die Atmung in den Kartoffelkeimen dürfte also demnach in der Hauptsache nicht über eisenhaltige Fermente laufen.

Die Versuche sollen jetzt mit verbesserter Methodik am hiesigen Institut fortgeführt werden mit einer von der Deutschen Forschungsgemeinschaft in dankenswerter Weise Herrn Prof. Dr. H. ULLRICH zur Verfügung gestellten Warburg-Apparatur, wobei diese und andere Fragen nach Möglichkeit in größerem Rahmen zu klären versucht werden.

Es hatte sich in den Versuchen mit den Halogenfettsäuren gezeigt, daß bei einer einmaligen kurzen und starken Einwirkung der Substanzen auf die Knollen noch leicht Schäden auftreten können; auch sonst schienen die Halogenfettsäureester keine sehr glückliche Lösung für die Praxis darzustellen, schon wegen ihrer Giftigkeit und auch zu hohen Flüchtigkeit. Erwünscht war eine über längere Zeit möglichst konstante schwache Dauerbegasung mit einer nicht auffällig riechenden und auch sonst vollkommen unschädlichen Substanz, die obendrein einfach und billig herstellbar sein sollte. Nun kommen an sich als Dehydrasen-inhibitoren noch einige andere Verbindungen in Betracht, etwa Malonat oder Barbitursäureabkömmlinge, die vielleicht durch Veresterung in eine für die gasförmige Anwendung geeignete Form hätten gebracht werden können, ferner aber auch Urethane, besonders das Phenylurethan, das bereits einen schwachen Geruch besitzt, also zur langsamen Vergasung tendiert.

Phenylurethan ist eine besonders aus den Arbeiten WARBURGS über die Wirkungen der Narkotica auf die Zelle bekannte Verbindung (vgl. z. B. auch eine Übersicht bei BEHR 1949), die außerdem früher noch in der Medizin unter dem Namen „Euphorin" als Antipyreticum geringe Verwendung fand. Sonst spielt Phenylurethan neben dem dort viel mehr verwendeten Äthylurethan eine Rolle in der Cytologie, wo beide in höheren Konzentrationen Mitosestörungen bewirken. In der Botanik wurde Phenylurethan bisher nur vereinzelt einmal angewandt und zunächst nur sein Permeïervermögen untersucht; erst in den letzten Jahren

kam man unabhängig von den eigenen Untersuchungen in England auf die Unkrautvertilgung durch den Carbanilsäure-isopropylester (TEMPLEMAN und SEXTON 1945, TEMPLEMAN und WRIGHT 1950).

Phenylurethan wird in der lebenden Zelle stark angereichert, wobei die Anreicherung für die schwerlöslichen höhermolekularen Verbindungen am größten ist vom Äthyl- über das Amylurethan bis zum Phenylurethan hin (DORNER 1912). FRIESEN (1929) erhielt keulige Anschwellungen und Verkürzungen der Keimlinge von Hafer und Weizen durch Phenylurethan, und LEFÈVRE (1939) zeigte später, daß es sich bei diesen Erscheinungen um Störungen im Mitoseablauf handelte, besonders um eine Mitosehemmung in der Pseudometaphase. Ähnliches hatte schon HÜTTIG (1933) an Chromosomen von Brandpilzen gefunden, wo die Urethane lediglich die Präreduktion hemmten, ja sogar völlig unterdrückten. Neben diesen Untersuchungen über Mitosestörungen sind die Beobachtungen über die physiologische Wirkung der Urethane im Stoffwechsel seltener. GAMAMOTO (1939) fand, daß unter anderem Phenylurethan wahrscheinlich die energetische Ausnützung beim Aufbauvorgang der Schimmelpilze stört, so daß es als eine Art Ausnutzungsgift bezeichnet werden kann, da der AQ.-Wert = Wachstumsgröße : Atmungsgröße verkleinert wird, während er bei Monojodazetat praktisch gleichbleibt, wobei Atmung und Wachstum gleichmäßig reduziert werden. — Die O_2-Aufnahme isolierter pflanzlicher Gewebe wird durch Phenylurethan nur in hohen Dosen gehemmt, niedere Konzentrationen stimulierten aber auch nicht (CALDWELL und MEIKLEJOHN 1937a, b).

Es war nun von Interesse, zu wissen, wie sich keimende Kartoffeln gegen eine Behandlung mit Phenylurethan verhielten. In dem ersten Versuch dieser Art gelangte der Wirkstoff noch durch Hitzewirkung zur raschen Vergasung, indem die Substanz direkt vor dem Verschließen des Gefäßes mit den Kartoffeln in einen darin befindlichen erhitzten kleinen Schmelztiegel gegeben wurde. Bei zu starker Dosierung sublimierte das Phenylurethan dann zum Teil in weißen Dämpfen und schlug sich auf den Knollen nieder.

Versuch 3.

Am 2. 4. 43 wurden Kartoffeln der Sorte „Frühbote" und „Böhms Mittelfrühe" mit 10^{-4} M/L Phenylurethan begast. Am 20. 4. hatte die unbehandelte Kontrolle bereits mehrere Zentimeter lange Triebe entwickelt, die behandelten Knollen zeigten dagegen nur wenige bis 2 mm lange Keime. Von diesen wurde ein Teil weiter offen bis 2. 6. aufbewahrt, wo dann die Knollen bei „Böhms Mittelfrühe" nur einige bis 1,5 cm lange Triebe, die von „Frühbote" lediglich ganz wenige kurze Keime besaßen. Von beiden Sorten wurden ferner am 20. 4. ein Teil der Kartoffeln direkt in die Erde gepflanzt, ein anderer Teil nach Vorbehandlung mit 2 mM/L Äthylenchlorhydrin zur Brechung der Ruhe. Am 2. 6. hatten sämtliche Kartoffeln etwa 25 cm lange oberirdische Triebe ausgebildet, ohne daß ein deutlicher Unterschied zwischen beiden Behandlungsweisen bestand. Es war also auch durch Phenylurethan eine reversible Hemmung der Keimung der Kartoffeln erzielbar gewesen,

wobei noch zu bemerken ist, daß sich die damit behandelten Knollen ausnehmend gut gehalten hatten, auch geschmacklich der Kontrolle gleich waren.

Versuch 4.

In diesem Versuch wurde die Wirkung der Halogenfettsäureester mit der des Phenylurethans verglichen. Am 10. 4. 43 wurden Kartoffeln der Sorte „Böhms Mittelfrühe" und „Prisca" mit folgenden Substanzen behandelt:

Tabelle 3. *Vergleichsweise Keimungshemmung durch Phenylurethan sowie Brompropionsäure und einige Ester derselben* (10. 4. bis 9. 5. 43).

		Ergebnis 9. 5. 43
1. Kontrolle, unbehandelt		gut gekeimt
2. Phenylurethan	$5 \cdot 10^{-4}$ M	vollständig ungekeimt, tadellos erhalten
3. Brompropionsäure	$5 \cdot 10^{-4}$ M	alle ungekeimt, geschädigt
4. Brompropionsäureäthylester	$5 \cdot 10^{-4}$ M	ungekeimt, gut erhalten
5. Brompropionsäurepropylester	$5 \cdot 10^{-4}$ M	ungekeimt, einige Schäden, besonders bei Böhms Mittelfrühe.

Zwei Tage nach der Behandlung wurden alle Gläser geöffnet, ein Teil der Knollen herausgenommen, der Rest wieder gut mit einer Glasplatte verschlossen bis zum 9. 5. In den Gläsern ergab sich dann obiges Bild, während die inzwischen offen gelegenen Kartoffeln fast alle so gut wie die Kontrollen ausgetrieben hatten. Die mit Phenylurethan behandelten Kartoffeln waren wieder in jeder Beziehung tadellos geblieben, so daß diese Art der Behandlung zumindest für den Anfang die Methode der Wahl zu werden schien. Besonders auch deshalb, weil ein fester und langsam vergasender Stoff sicherer über längere Zeiträume in seiner Wirkung zu kontrollieren ist als eine zu flüchtige andere Verbindung, auch wenn sie anfangs noch so gut wirken mag, diese Wirkung aber nach einer unkontrollierbaren Zeitspanne in einem unbekannten Umfange bereits verloren hat. Eine nur kurze Behandlung mit einer relativ großen Dosis erhitzten Phenylurethans war auch deshalb für eine praktische Anwendung inopportun, weil abgesehen von der Umständlichkeit des Verfahrens sich die Verbindung in der Hitze zum Teil in das sehr aggressive Phenylisocyanat zersetzt. Wie die Versuche ergaben, genügte tatsächlich die geringe, bei Zimmertemperatur abgegebene Gasmenge der Substanz schon für eine bei Dauereinwirkung ausreichende Keimungshemmung der Kartoffeln, weshalb jetzt nur noch Verreibungen der Wirkstoffe in einer indifferenten Füllmasse wie Talkum angewandt wurden.

Versuch 5.

Am 28. 12. 43 wurden Kartoffeln (Frühbote) in 4-Liter-Gläsern mit 5%igen Verreibungen verschiedener Urethane leicht bestäubt (etwa 20 g je 50 kg Knollen) und zugleich mit je 1 gtt Äthylenchlorhydrin ihre Ruheperiode unterbrochen. Lagerung bei Zimmertemperatur. Zur Anwendung gelangten Phenylurethan, Diphenylurethan sowie Äthylurethan. Diese Dosierung erwies sich sehr bald als zu schwach für eine genügende Keimungshemmung, da sämtliche Knollen fast wie die Kontrolle austrieben. Deshalb wurde die Behandlung am 21. 1. 44 mit 200 g je 50 kg wiederholt, nachdem die Kartoffeln bereits etwa 10 cm lange Triebe hatten. Dabei wurde ein Teil abgekeimt, ein anderer nicht. Etwa 2 Wochen später begannen bei den mit Phenylurethan behandelten Kartoffeln die vorhandenen Triebe von der Spitze her schwarz zu werden und starben innerhalb der nächsten 2 Wochen völlig ab, ohne daß sich weitere Keime nachbildeten, während die beiden anderen Substanzen (Äthyl- und Diphenylurethan) praktisch völlig wirkungslos waren. Die mit Phenylurethan bestreuten Knollen erschienen auch sehr viel später noch in keiner Weise geschädigt. Sie blieben unverändert prall und fest bis mindestens zum nächsten Herbst, waren auch geschmacklich dann noch völlig einwandfrei im Gegensatz zu den anderen, zu diesem Zeitpunkt schon stark geschrumpften Kartoffeln, die lange Keime getrieben hatten (Abb. 1 und 2, beide etwas früher, im Juni 1944 aufgenommen). Die Untersuchung der Knollen im Oktober 1944 ergab im p_H keine deutlichen Unterschiede zur Kontrolle; am 18. 10. betrug der Vitamin C-Gehalt der Kontrolle 9,4 mg-%, der der mit 5% Phenylurethan bestäubten Kartoffeln 12,5 mg-%, wobei die stark entwässerte Kontrolle noch einen erhöhten Gehalt vortäuscht. In diesen Versuchen wurde ferner als auffällig beobachtet, daß sich die Schnittflächen der mit Phenylurethan behandelten Kartoffeln (diese Dosierung war etwas höher als die später als ausreichend befundene von 100 g/50 je kg) hier in auffälliger Weise nicht bräunten, sondern hell blieben, im Gegensatz zu den sich rasch dunkel färbenden Kontrollen. Da auch an dem Polyphenol-oxydasesystem Dehydrasen beteiligt sind, liegt die Vermutung nahe, daß hier eine Dehydrasenhemmung durch das Phenylurethan und dadurch eine Blockierung des ganzen Systems in bekannter Weise erfolgt war (vgl. Diskussion).

Nachdem diese sowie einige andere ähnliche Versuche die praktische Brauchbarkeit des Phenylurethans im Laborversuch immer wieder erbracht hatten, wurden nun in großer Anzahl und mit verschiedenen Kartoffelsorten sowie an unterschiedlichen Standorten weitere Versuche mit Phenylurethan und anderen Urethanen durchgeführt, in den Außenversuchen in Mieten und Lagern jedoch hauptsächlich das in größerer Menge zugängliche Phenylurethan und später auch der diesem homologe Carbanilsäure-isopropylester (= Phenylisopropylcarbamat).

Diese breit angelegten Versuche erbrachten zunächst das Resultat, daß mit einer Aufwandmenge von 100 g einer 5%igen Verreibung des Phenylurethans in einer

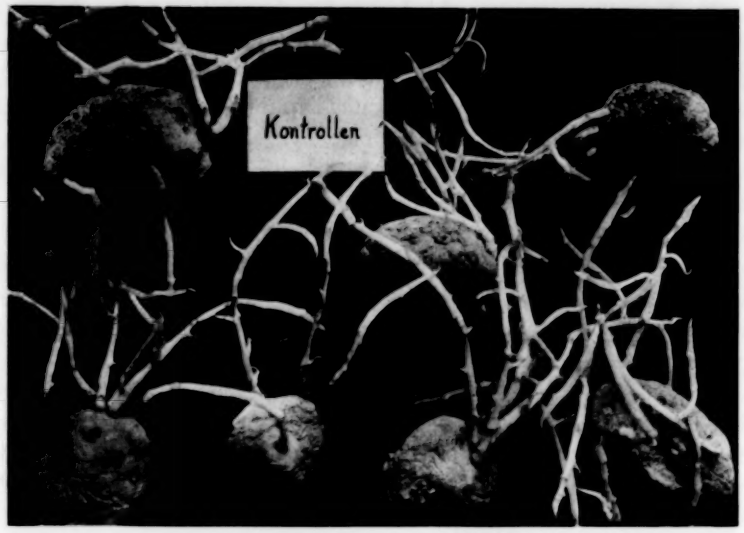


Abb. 1.

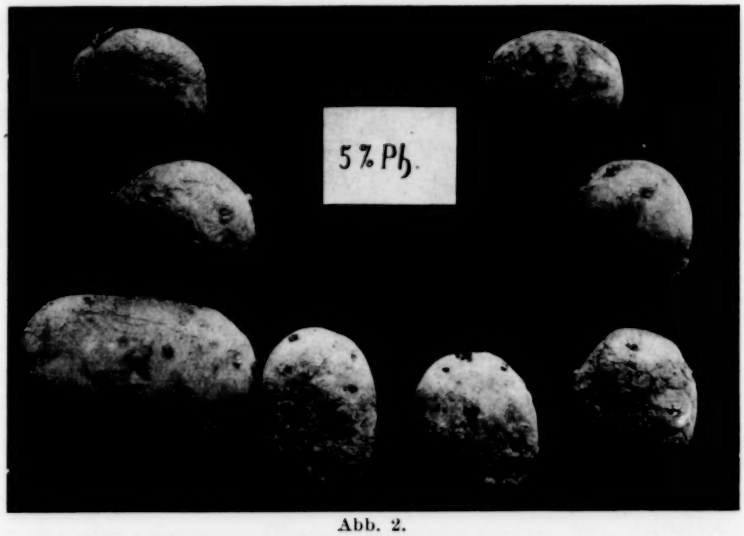


Abb. 2.

Abb. 1 u. 2. Keimungshemmung der Kartoffel durch Phenylurethan. Abb. 1 unbehandelt. Abb. 2 im Januar 1944 mit Phenylurethan 4 g 5%ige Talkumverreibung je Kilogramm behandelt. Phot. Juni 1944.

geeigneten Trägermasse wie Talkum usw. (die Wirkung ist unabhängig von dem verwendeten Trägerstoff) die Keimung von Speisekartoffeln in völlig befriedigender Weise auf fast beliebig lange Zeit gehemmt werden kann, wobei die Knollen noch mindestens 1 Jahr nach der Ernte ihren normalen Speisewert zu behalten vermögen.

Voraussetzung für eine sachgemäße Behandlung ist, daß bei kleineren Kartoffelmengen, wie sie im Haushalt vorkommen, diese im Gegensatz zu der bisherigen Lagerungsweise möglichst wenig gelüftet werden, da die sich aus dem Wirkstoff bildende Gasmenge sonst zu gering wäre für eine ausreichende Keimungshemmung. Es ist deshalb vorteilhaft, kleinere Kartoffelvorräte leicht mit Zeitungspapier abzudecken (Säcke erwiesen sich als zu porös!). Bei größeren Lagermengen entfällt diese Bedingung (Mieten und Großlager), und die Kartoffeln halten sich dort auch ohne die Abdeckung bei normaler Lagerung und stark verringerter Belüftung tadellos und keimfrei.

Während bei niederen Temperaturen in der Kartoffelknolle bekanntlich nur die Veratmung des gebildeten Zuckers gehemmt wird, die Bildung desselben durch den Stärkeabbau jedoch noch weitergeht und zu seiner Anhäufung führt, zeigte eine Untersuchung der Stärkekörner aus den mit Phenylurethan in Versuch 5 behandelten Kartoffeln, daß hier auch bereits die Spaltung der Stärke selber stark reduziert wird, wie aus den Abb. 1—4 hervorgeht. Abb. 1 zeigt die unbehandelten Kontrollen, deren Stärkekörner zur Zeit der Aufnahme (Juni) bereits deutliche Zerfallserscheinungen im polarisierten Lichte zeigen (Abb. 3), wie Korrosion vom Rande her und Aufspalten der dunklen Streifen zu breiten verwaschenen Linien. Dagegen zeigen die gleichzeitig mit 5%iger Phenylurethanverreibung bestreuten Knollen, die auch äußerlich noch lange Zeit glatt und prall sind (Abb. 2), im Juni noch fast unversehrte elliptische Stärkekörner mit regelmäßigen dunklen Kreuzen ohne irgendwelche starke Verbreiterung oder gar Aufspaltung der Streifen (Abb. 4). Der Stärkeabbau war demnach in den nichtgekeimten behandelten Kartoffeln erheblich geringer als in den unbehandelten stark ausgetriebenen Knollen.

Um die Frage zu klären, welche Veränderungen wichtige Inhaltsstoffe der Kartoffelknolle durch die Behandlung mit Phenylurethan erfuhren, konnten dank dem Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. K. Nehring in der Landwirtschaftlichen Versuchsstation in Rostock Mieten- und Kellerversuche mit drei verschiedenen Kartoffelsorten im Herbst 1944 angesetzt werden, in denen 1. der Vitamin C-Gehalt (titrimetrisch nach Scheunert), 2. der Stärkegehalt (polarimetrisch in $CaCl_2$-Lösung), 3. der Gehalt an reduzierten Zuckern (titrimetrisch nach Schoorl-Luff) und 4. die Trockensubstanz bestimmt werden sollten. Leider mußten die unter etlichen Schwierigkeiten mit Hilfe des Oberkommandos des Heeres durchgeführten Versuche bei Kriegsende vorzeitig abgebrochen werden, eine Wiederholung war aus äußeren Gründen bisher nicht möglich. Während die Mietenversuche wegen Beraubung ausfielen, konnten in dem Kellerversuch folgende Ergebnisse bis gegen Ende April 1945 noch gewonnen werden (Tabelle 4 und Versuch 6—8).

Abb. 3.

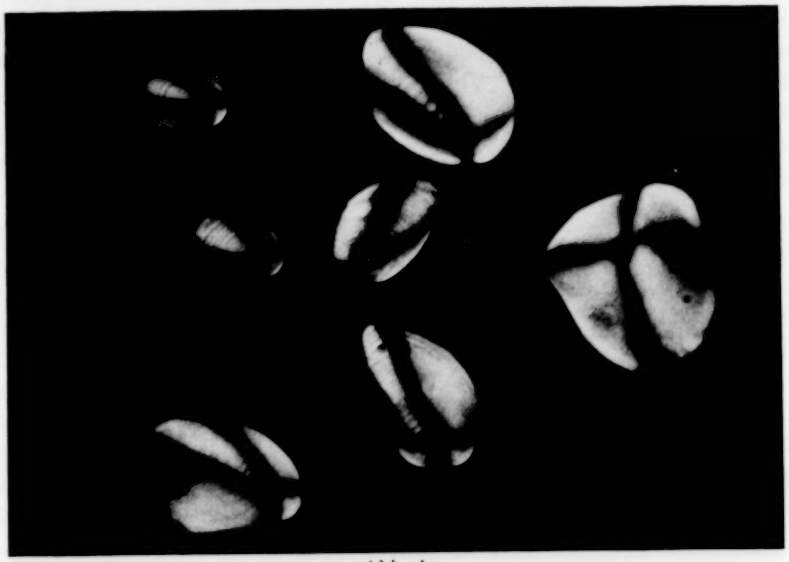


Abb. 4.

Abb. 3 u. 4. Stärkekörner normaler und mit Phenylurethan behandelter Kartoffeln im polarisierten Licht. Abb. 3. Stärkekörner normaler Kartoffeln aus Abb. 1, man sieht starke Korrosion der Körner vom Rande her und breite, verwaschene Streifen in der Kreuzfigur, zum Teil aufspaltend. Phot. Juni 1944. Abb. 4. Stärkekörner der mit Phenylurethan behandelten Kartoffeln aus Abb. 2. Die Körner sind noch fast elliptisch und wenig korrodiert, die Kreuzfigur ist noch sehr regelmäßig vorhanden mit schmalen dunklen Streifen. Phot. Juni 1944.

Tabelle 4.

Änderungen im Gehalt an Vitamin C, Stärke, reduzierendem Zucker und Trockensubstanz an im Keller gelagerten, mit 100 g je 50 kg 5%iger Phenylurethan-Talkum-Mischung behandelten Kartoffeln der Sorten „Primula", „Böhms Mittelfrühe" und „Voran". Einlagerung in Kisten von Ende November 1944 bis Ende April 1945.

Versuch 6.

K 39: „Primula". Kontrolle 2 Ztr., Versuch 5 Ztr.

	21. 11. 44	Ende April 1945	
		unbehandelt	behandelt
1. Vitamin C	11,25 mg-%	6,15 mg-%	6,25 mg-%
2. Stärkegehalt	12,0%	11,25%	11,5%
3. Reduzierender Zucker . .	706 mg-%	1120 mg-%	180 mg-%
4. Trockensubstanz	17,6%	nicht mehr bestimmt	

Versuch 7.

K 43: „Böhms Mittelfrühe". Kontrolle 4 Ztr., Versuch 5 Ztr.

	23. 11. 44	Ende April 1945	
		unbehandelt	behandelt
1. Vitamin C	22,3 mg-%	9,0 mg-%	9,6 mg-%
2. Stärkegehalt	16,8%	14,5%	16,0%
3. Reduzierender Zucker . .	454 mg-%	344 mg-%	220 mg-%
4. Trockensubstanz	22,29%	nicht mehr festgestellt	

Versuch 8.

K 41: „Voran". Kontrolle 2,5 Ztr., Versuch 5 Ztr.

	22. 11. 44	Ende April 1945	
		unbehandelt	behandelt
1. Vitamin C	12,5 mg-%	12,3 mg-%	11,9 mg-%
2. Stärke.	16,0%	nicht mehr festgestellt	
3. Reduzierender Zucker . .	1000 mg-%	178 mg-%	156 mg-%
4. Trockensubstanz	21,5%	nicht mehr festgestellt	

Leider waren Ende April, als die Versuche vorzeitig abgebrochen werden mußten, noch wenig Unterschiede in der Keimung zwischen behandelten und unbehandelten Knollen sichtbar, da die Keimung in dem relativ kühlen Kellerraum (etwa 6—10°) erst wenig eingesetzt hatte. Trotzdem läßt sich prinzipiell folgendes feststellen: Der Vitamin C-Gehalt sinkt in beiden Fällen fast gleichmäßig stark und unbeeinflußt ab, der Stärkegehalt ist im Versuch 7 mit „Böhms Mittelfrühe" am Ende etwas höher geblieben bei den mit Phenylurethan behandelten Knollen (16,0 gegen 14,5%), dies trifft in geringerem Maße auch auf Versuch 6 mit „Primula" zu. Am auffälligsten ist die Veränderung im Gehalt an reduzierendem Zucker. Dieser steigt bei der unbehandelten Kontrolle der hitzigen „Primula" von 706 mg-% im Herbst auf 1120 mg-% im Frühjahr an, wird durch die Urethanbehandlung aber auf nur 180 mg-% herabgesetzt. Die späte „Voran", die sich bei der Einlagerung noch ungenügend „abgekühlt" hatte, im Herbst 1000 mg-% reduzierenden Zucker besaß, zeigte dafür im Frühjahr kaum einen Unterschied (178 und 156 mg-%). Bei dieser Kartoffel war auch der Gehalt an Vitamin C am Schluß noch fast gleich hoch wie zu Beginn, während er in den beiden anderen

Tabelle 5.

Vergleichsweise Wirkung einiger Urethane und anderer Verbindungen auf das Austreiben der Kartoffel. „Keim"gewichte in Prozent der Kontrolle (= 100) angegeben. Normalkonzentration = 2 g 5%ige Verreibung je Kilogramm.

1. *Stärkste Hemmung des Austreibens*, „Keim"gewicht (K) etwa 0—1% der Kontrolle.
   Carbanilsäure-isopropylester (= Isopropyl-phenyl-carbamat), auch 0,5%ig
   Phenylsenföl 1 gtt je 4 Liter Luftraum
   Methyl-carbanilsäure-äthylester
   Äthyl-carbanilsäure-äthylester
2. *Starke Hemmung* (K = 1,5—15%)
   Carbanilsäure-octylester
   Carbanilsäure-äthylester (= Phenylurethan)
   Carbanilsäure-methylester
3. *Mittlere Hemmung* (K = 40—87%)
   Carbanilsäure-n-propylester
   Carbanilsäure-allylester
   K-Xanthogenat
   Chloralhydrat
   Thio-carbanilsäure-isopropylester
   Dinitro-o-kresol
   Cumarin
   Dinitro-p-kresol
4. *Schwache Hemmung bis inaktiv*, zum Teil in eine leichte Förderung der Keimung, besonders bei schwächerer Konzentration (1%ig), übergehend. (K=90 bis 120%).
   Carbanilsäure-n-butylester
   Phenyl-carbanilsäure-äthylester (= Diphenylurethan)
   Carbaminsäure-äthylester
   o-Phenylen-diurethan
   m-Phenylen-diurethan
   Carbanilsäure-benzylester
   Carbanilsäure-o-chlorphenylester
   β-Naphthylurethan
   α-Naphthylurethan
   p-Nitro-carbanilsäure-äthylester
   o-Nitro-carbanilsäure-äthylester
   Carbanilsäure-iso-amylester
   Carbanilsäure-iso-butylester
   Carb*amin*säure-isopropylester
   Thio-carbanilsäure-äthylester
   Thio-carbanilsäure-butylester
   Carbanilsäure-amylester
   gasförmig völlig inaktiv: Harnstoff, Phenylharnstoff, Thioharnstoff
5. *Stärkere Keimungsstimulierung*, besonders in schwächerer Konzentration (1%ig), K = 120—195%
   Carbanilsäure-phenylester
   Carbanilsäure-p-chlorphenylester
   Carbanilsäure-tert.butylester
   Phenylessigsäure-äthylester
   Diphenylthioharnstoff
   p-oxy-Carbanilsäure-äthylester
   m-Nitro-carbanilsäure-äthylester
   p-Phenylendiurethan
   Carb*amin*säure-n-propylester

Fällen im Frühjahr auf etwa die Hälfte abgesunken war. Durch eine Behandlung der Kartoffeln mit Phenylurethan war also eine nachteilige Beeinflussung der obigen Werte hier nicht feststellbar.

In einer großen Anzahl von Versuchen konnten jetzt noch weitere Verbindungen, hauptsächlich Urethane, auf ihre treibhemmende Wirkung auf die Kartoffel untersucht werden. Die Lagerung erfolgte in diesen Laborversuchen stets in geschlossenen Gläsern mit einigen Kilogramm Knollen bei Zimmertemperatur. Während des Winters wurden diese stets mit Äthylenchlorhydrin aus ihrer Ruhe aufgeweckt, was, wie bereits mitgeteilt, keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber normal keimenden Knollen erbrachte. Die Ergebnisse dieser Versuche seien der Kürze halber in Form einer Tabelle (Tabelle 5) mitgeteilt, wobei die Frischgewichte der Triebe in Prozent der Kontrolle angegeben sind. Es ist zwecklos, hier genaue Werte anzugeben, da diese stets eine gewisse Streuungsbreite besitzen, abhängig von Sorte, Temperatur, Jahrgang usw. Die Aufwandmenge betrug normal 100 g je 50 kg einer 5%igen Mischung, in einigen Versuchen („schwach dosiert") war die Mischung nur 1%ig.

Die höchste Wirksamkeit besaß Phenylsenföl, das schon in 1 gtt je 4 L das Austreiben vollständig verhinderte, die Knollen aber auch schädigte. Von weiteren S-haltigen Verbindungen waren weit weniger wirksam K-Xanthogenat und der Thio-carbanilsäure-isopropylester, während umgekehrt letztere Verbindung ohne S im Molekül als Carbanilsäure-isopropylester eine außerordentlich starke Hemmungswirkung entfaltete, die etwa 10mal größer war als die des entsprechenden Äthylesters (= Phenylurethan), während der homologe Propylester fast wirkungslos war, eher eine leichte Stimulierung bewirkte. Auch die beiden anderen Thio-Verbindungen waren praktisch kaum wirksam. Chloralhydrat als ein weiteres Narkoticum und Cumarin als eine die Samenkeimung verhindernde Substanz bewirkten eine deutlich mittlere Keimungshemmung um 50% herum. Für Cumarin wurde diese Wirkung bereits unabhängig davon durch Moewus und Schader (1951) bestätigt, die bei im Tauchverfahren mit 0,1%iger wäßriger Cumarinlösung behandelten Kartoffelknollen eine 48%ige Hemmung des Austreibens der Augen erhielten, mit 0,1%iger Lanolinpaste sogar solche von 97%. Die einfachen Urethane (Carbaminsäureester) waren nur schwach wirksam, so auch der Carbaminsäure-isopropylester im Gegensatz zum höchstwirksamen Carbanilsäure-isopropyl-ester, oder sie steigerten auch die Keimung leicht. Eine auffällige Stimulierung bewirkten aber besonders die in Gruppe 5 aufgeführten Verbindungen, die das Keimgewicht der Knollen dabei unter Umständen recht bedeutend erhöhen konnten. Dieser Frage, wieweit sich diese Stimulierungswirkung für eine Behandlung von Kartoffeln oder Samen praktisch anwenden läßt, wird zur

Zeit nachgegangen, wobei die ersten Ergebnisse nicht ungünstig verliefen. — Der Vollständigkeit halber wurde auch ein Versuch mit einer bekannten Wuchsstoffverbindung mit in die Tabelle aufgenommen, dem Phenylessigsäureäthylester. Diese Verbindung förderte die Keimung eindeutig, ohne jedoch an der Spitze zu liegen (getestet Mai 1946).

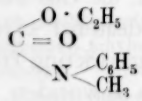
Während bekanntlich in Atmungsversuchen die Wirksamkeit der Urethane in einer homologen Reihe vom Äthyl- zum Phenylurethan ansteigt, war dagegen innerhalb der Phenylurethane bei Veresterung mit verschieden langen Alkoholketten die Wirkung außerordentlich unterschiedlich, so daß sich hier keinerlei feste Regel aufstellen ließ. Dies mag folgende Zusammenstellung zeigen (Tabelle 6).

Tabelle 6.

Die Wirkung verschiedener Urethane auf die Keimung der Kartoffelknolle geordnet nach steigendem Molekulargewicht.

1. Carbaminsäure-äthylester: schwache Stimulierung?
2. Carbaminsäure-n-propylester: starke Stimulierung
3. Carbaminsäure-isopropylester: schwache Stimulierung
4. Carbanilsäure-methylester: etwa $^2/_3$ der Hemmung von 5, dabei häufig Bildung zahlreicher Tochterknollen an den Trieben
5. Carbanilsäure-äthylester: starke Hemmung, K = etwa 5% der Kontrolle
6. Thiocarbanilsäure-äthylester: schwache Stimulierung
7. Carbanilsäure-n-propylester: fast unwirksam, leichte Stimulierung
8. Carbanilsäure-isopropylester: stärkste bekannte Hemmung! (K = 0—0,5)
9. Thio-carbanilsäure-isopropylester: mittlere Hemmung
10. Carbanilsäure-n-butylester: wie 7
11. Thio-carbanilsäure-n-butylester: schwache Stimulierung
12. Carbanilsäure-isobutylester: wie 7
13. Carbanilsäure-tert.butylester: kräftige Stimulierung
14. Carbanilsäure-amylester: geringe Stimulierung
15. Carbanilsäure-iso-amylester: geringe Stimulierung
16. Carbanilsäure-octylester: kräftige Hemmung! Etwas geringer als 8
17. Carbanilsäure-allylester: mittlere Hemmung
18. Carbanilsäure-phenylester: geringe bis mittlere Stimulierung

Allgemein wurde die Zahl der austreibenden Augen durch die Urethane nicht wesentlich erhöht. Genaue Zahlen hierfür bei Behandlung der Knollen mit Phenylurethan gibt QUANTZ (1949a, b) an, der bei einigen Kartoffelsorten eine Zunahme der Keimzahl bis auf das Doppelte, bei anderen dagegen eine geringe Abnahme findet. Es trat aber in den eigenen Versuchen bei 2 Verbindungen in schwächerer Dosierung ein besonders auffälliges Austreiben *sämtlicher* Augen auf, die sich in Normaldosierung als auffallend stark hemmend erwiesen hatten, aber gleichzeitig auch eine unerwünscht hohe Flüchtigkeit zeigen. Es sind dies das sog. Methyl- und Äthyl-Phenylurethan, Verbindungen, bei denen eine zusätzliche Substitution des freien H-Atoms am Stickstoff durch CH_3' bzw. C_2H_5' erfolgt war:



Methyl-carbanilsäure-äthylester.

Abb. 5.

Abb. 6.

Abb. 5 u. 6. Mit dem Methylcarbanilsäureäthylester (8 gtt je 4 kg) behandelte Kartoffeln sowie zugehörige Kontrolle, nach $3^1/_2$ Monaten Ende April 1945. Durch die relativ schwache Dosierung sind sämtliche Augen der Knolle gleichzeitig und gleich stark ausgetrieben, während die unbehandelte Kontrolle nur wenige kräftige Triebe trägt.

Diese Verbindung wurde bereits von Giacosa (1891) als besonders ungiftig am Warmblüter (Hund) beschrieben. Sie stellt eine Flüssigkeit von auffälligem Geruch und erhöhter Flüchtigkeit dar gegenüber den übrigen Urethanen, die

farblose kristallinische Pulver mit nur geringer Vergasungstendenz sind. Eine Unterdosierung dieser Substanzen, wie sie auch in einem Industriepräparat ähnlicher Zusammensetzung in praxi bei Ablagerung beobachtet werden konnte, bewirkte nun, daß sämtliche Keime auf einmal und gleichmäßig lang und stark austrieben (Abb. 5 und 6). Es war also die Wuchsstoffkorrelation der Augen untereinander auf das schwerste gestört worden. Der Eingriff dieser Verbindungen in den Wuchsstoffhaushalt der Knolle ist hier also ganz erheblich größer als etwa bei den Verbindungen aus den Gruppen 4 und 5 der Tabelle 5, wo eine allgemeine Stimulierung des Austreibens bei mehr oder weniger erhaltener Korrelation der Augen untereinander auftrat, so daß oft lediglich durch die Ausbildung weniger kräftiger Triebe das Keimgewicht bis fast auf das Doppelte der Kontrolle ansteigen konnte.

Diskussion.

Über die Wirkung von Urethanen auf das Wachstum von Pflanzen liegen nur Berichte von TEMPLEMAN und SEXTON (1945) vor. Ausgehend von den zytologischen Wirkungen der Urethane kamen sie unabhängig von den eigenen Untersuchungen für die Wachstumshemmung von Cerealien und anderen Pflanzen zu ähnlichen quantitativen Ergebnissen, wie sie hier für die Kartoffel mitgeteilt wurden, soweit in beiden Fällen die gleichen Verbindungen untersucht wurden. Es konnte dabei auch das bei der Kartoffel ebenfalls sehr wirksame Isopropyl-phenylcarbamat als besonders geeignet zur Unkrautvertilgung mit umgekehrtem Wirkungsbereich wie das bekannte 2,4-D empfohlen werden (TEMPLEMAN und WRIGHT 1950). Phenylurethan verursachte in ihren Versuchen eine kräftige Entwicklungshemmung junger Weizenpflanzen, ohne daß die Keimung selber unterbunden wurde, doch war das Isopropyl-phenylcarbamat demgegenüber dort nur 3fach wirksamer, während es bei der Kartoffel die mindestens 10fache Wirksamkeit des Phenylurethans besitzt. Keulenförmige Anschwellungen, wie sie von ihnen an den Weizenwurzeln beobachtet wurden, traten bei der Kartoffel nicht auf mit Ausnahme von zwei der drei untersuchten Thiourethane, dem Thiocarbanilsäureäthyl- und butylester. Hier erlitten die Triebe eine auffällige Verkürzung und Verdickung, die auf starke Störungen im Kernteilungsablauf und auf Polyploidie der Triebe schließen lassen könnte („Böhms Mittelfrühe"). Dieser von TEMPLEMAN und SEXTON ursprünglich als primär angenommene zytologische Effekt trifft zumindest für die Kartoffel nur in zweiter Linie zu. Für derartige Erscheinungen, wie sie besonders seit den Untersuchungen von OEHLKERS (1943, 1946) verfolgt werden, sind doch sehr erhebliche Konzentrationen erforderlich (für Äthylurethan über 1%), die bei der schwachen Dauerbegasung damit eingelagerter Kartoffeln erst nach längeren Zeiträumen durch allmähliche Anreicherung in den Zellen erreicht werden können, während die „Keimung" schon sehr bald unterbunden wird. Wir müssen wohl von den mannigfachen Wirkungen der Urethane hier primär eher einen Eingriff in hochempfindliche Stellen des Atmungsablaufes annehmen.

Es hatte sich besonders bei der Anwendung von Phenylurethan und dem Isopropylphenylcarbamat immer wieder gezeigt, daß diese Knollen selbst jahrelang ihren Wassergehalt nur ganz unwesentlich verloren und am Schlusse noch immer fast so prall und fest wie zu Beginn erschienen, wobei bisweilen sogar noch eine Anreicherung an Aromastoffen in der Schale auftrat, so daß diese Kartoffeln dann keineswegs „alt" schmeckten. WARBURG nimmt in seiner klassischen Narkosetheorie eine Permeabilitätsverminderung der Zellen für Wasser und wasserlösliche Stoffe durch die Einwirkung der Narkotica an, indem diese durch Adsorption an den Oberflächenstrukturen im Plasma den Wassertransport über diese unmöglich machen sollen, ferner auch die Fermentaktivität der Zelle durch „adsorptive Verdrängung" des Enzymes von den Oberflächen lähmen.

Eine glücklichere Lösung dieser Fragen gibt die Narkosetheorie von SEELICH (1940). Da neben einer Beeinflussung der Proteine Lipoidlöslichkeit und Oberflächenaktivität die Hauptmerkmale der Narkotica sind, nimmt er an, daß die narkotischen Erscheinungen besonders an die Lipoide des Plasmas gebunden sind und die Narkotica hier eine Veränderung der Grenzflächenkräfte zwischen lipoider und wäßriger Phase bewirken. Narkotica allein vermochten in seinem Modellsystem Paraffinöl/Wasser in niederen Konzentrationen nicht die geforderte Erhöhung der Grenzflächenspannung und somit eine Abnahme der Hydratationstendenz zu bewirken, sondern verursachen vielmehr das Gegenteil davon. Enthielt das System jedoch bereits einen oberflächenaktiven Stoff — in seinem Modell etwa Lecithin oder das wasserunlösliche Ergosterin —, wodurch die Löslichkeit des Narkoticums in einer der beiden Phasen erhöht wird, so wurde die Aktivität dieses Stoffes zurückgedrängt und seine Anreicherung an der Grenzfläche vermindert. Die Grenzflächenspannung stieg somit durch das zugefügte Narkoticum an, was dann die beobachtete Permeabilitätsabnahme für Wasser und wasserlösliche Stoffe durch Verringerung der Hydratationstendenz zur Folge hatte.

Die in manchen Fällen gefundene Stimulierungswirkung von Urethanen in geringerer Dosierung, die wohl der anfänglichen Erregungswirkung anderer Narkotica gleichzusetzen ist, läßt sich nach SEELICH vielleicht dadurch erklären, daß das aus der wäßrigen Phase kommende Narkoticum vor seinem Übertritt in die lipoide Phase eine vorübergehende Adsorption an der Grenzfläche erleidet, deren Spannung dadurch erniedrigt wird. Voraussetzung für alle Erscheinungen ist aber, daß es sich um eine stark oberflächenaktive Verbindung mit polarem Bau handelt. Für das Phenylurethan konnte allerdings eine Stimulierungswirkung schwacher Konzentrationen bei der Kartoffel bisher nicht gefunden werden. Dies stimmt auch mit Beobachtungen von

CALDWELL und MEIKLEJOHN (1937a, b) überein, die wohl eine Hemmung der O_2-Aufnahme pflanzlicher Gewebe durch höhere Konzentrationen von Phenylurethan fanden, jedoch keine Stimulierung durch niedere.

Eine weitere Wirkung der Narkotica ist die Beeinflussung der Zellproteine, insbesondere die Hemmung einiger Atmungsfermente. Eine generelle Dehydrasenhemmung durch Urethane ist schon länger bekannt. Im vorliegenden Falle handelt es sich aber um so niedrige Dosierungen, daß die für eine Dehydrasenhemmung erforderlichen Konzentrationen (SEN 1931) in den meisten Fällen erst nach langer Anreicherungszeit erreicht werden können trotz der bald einsetzenden Wachstumshemmung. Nach QUASTEL (1943) ist diese gegen Narkotica hochempfindliche Stelle im Atmungsablauf vielmehr vermutlich ein Flavoprotein, ohne daß sich bisher darüber etwas Sicheres aussagen ließe. Er gibt dazu folgendes Schema an:

Narkoticaempfindliches Atmungssystem

Substrat - Dehydrase - Cozymase - Flavoprotein - Cytochrom - Cytochromoxydase - O_2

narkotica unempfindlicher Bereich | narkotica empfindlicher Bereich | narkotica unempfindlicher Bereich

Daß aber bei genügend langer Einwirkungszeit von Phenylurethan doch eine für eine Dehydrasenhemmung ausreichende Konzentration in der Zelle erreicht werden konnte, geht aus dem mitgeteilten Versuch 5 hervor. Hier blieben die Schnittflächen der Knolle nach der Einwirkung von Phenylurethan nach 1 Jahr Lagerung auffällig hell, statt sich sofort dunkel zu färben wie die unbehandelte Kontrolle. Es war hier also eine Blockierung des dafür verantwortlichen Polyphenoloxydasesystems eingetreten, die sich durch Hemmung einer daran beteiligten Dehydrase erreichen läßt, indem dann durch Anhäufung von Zwischenprodukten des Systems bereits die erste Stufe, die Oxydation gehemmt wird (BOSWELL und WHITING 1938). In weiteren eigenen Versuchen mit Kartoffelreibsel ließ sich diese Verfärbung auch mit dem leicht wasserlöslichen Äthylurethan (bis etwa 1:10000 herab) deutlich verringern, wobei es je nach der Konzentration nur bis zur Rot- bis Graufärbung des Breies kam, nicht aber zur Schwarzfärbung. Weniger gut ließ sich diese Melaninbildung durch die nur wenig wasserlöslichen Verbindungen Carbanilsäuremethyl- und -propylester in diesen wenigen Minuten unterdrücken, nicht dagegen mehr mit den übrigen Urethanen, da diese doch offenbar nur sehr langsam in das Plasma einzudringen vermögen. Auffällig stark dagegen wirkte die hierfür noch unbekannte Verbindung p-oxy-Benzaldehyd.

Auch die zunächst angenommene direkte Dehydrasenhemmung durch die Halogenfettsäuren muß bei den bereits wirksamen niederen

Konzentrationen von etwa 10^{-4} bis 10^{-5} M bezweifelt werden. So sind nach Befunden von AVERY und BERGER (1943, 1944) etwa $5 \cdot 10^{-2}$ M Jodazetat dafür erforderlich. THIMANN und BONNER (1948, 1949) nehmen nun an, daß hier ein oder mehrere noch unbekannte, dem Zitronensäurezyklus nahestehende Enzyme mit einer prosthetischen SH-Gruppe sich in direktem stöchiometrischem Verhältnis mit dem Jodazetat zu verbinden vermögen. Sie fanden dann (BONNER und THIMANN 1950), daß der entscheidende, durch Jodazetat beeinflußbare Wachstumsschritt bei der *Avena*-Koleoptile in der oxydativen Umwandlung der Brenztraubensäure in Essigsäure liegen müsse. FLECKENSTEIN (1948), der den Einfluß von Halogenessigsäureestern auf den Hefestoffwechsel untersuchte, nimmt auf Grund der starken Oberflächenaktivität der Ester gegenüber der sehr viel schwächer wirksamen freien Säure (Salz) eine Blockierung von Fermentgruppen durch Adsorptionswirkung an den Oberflächen an. Auch er zieht daneben eine Reaktion mit Sulfhydrylgruppen in Betracht, vielleicht mit denen von Glutathion oder Cystein. Die endgültige Lösung dieser Fragen brachten in neuester Zeit LYNEN und Mitarbeiter (vgl. die Übersicht bei HOLZER 1952). Der Energietransport in der Pflanze erfolgt hauptsächlich durch das ATP, das von den Stellen der Erzeugung leicht zu den Verbrauchsorten hin zu diffundieren vermag. Wir müssen bei der ATP-Synthese zwei prinzipiell verschiedene Mechanismen unterscheiden, 1. die „Substratphosphorylierung", bei der 2 Moleküle ATP im Kreislauf zur Hexosephosphorylierung benützt werden, und 2. die „Atmungskettenphosphorylierung", also die Übertragung des H_2 von den Dehydrasen über die Kette der an der Atmung beteiligten Fermente an den Sauerstoff, auf die $^9/_{10}$ der in Form von ATP gewinnbaren Energie entfallen. Das von BONNER und THIMANN für die *Avena*-Koleoptile als entscheidend angesehene primäre Oxydationsprodukt der Brenztraubensäure, ein SH-haltiges jodazetatempfindliches Enzym, ist nun zunächst als „aktivierte Essigsäure" (LYNEN 1942) bezeichnet worden. LYNEN und REICHERT (1951) fanden jetzt, daß es sich dabei um das am Schwefel azetylierte Coenzym A, also ein Azylmerkaptan handelt. Dieses Enzym, das das gesuchte Bindeglied zwischen der ersten Substratphosphorylierung und dem Tricarbonsäurezyklus darstellt, ist selber zu den verschiedensten energieverbrauchenden Synthesen in der Zelle befähigt und muß deshalb auch zu den „energiereichen Verbindungen" gerechnet werden. SH-Reagentien wie Jodazetat vermögen nun an verschiedenen Stellen in die Abläufe einzugreifen, im vorliegenden Falle offenbar besonders bei der Decarboxylierung der Brenztraubensäure durch das Coenzym A. Die aktive Form dieses Enzymes könnte nun schon in der Zelle durch Autoxydation von selbst in das inaktive, aber leicht wieder reaktivierbare Disulfid übergehen. Dieses wird aber in vivo wahrscheinlich

durch SH-Glutathion verhindert, dem hier die Rolle einer Puffersubstanz zukommt (LYNEN und REICHERT 1951). — Wir hemmen also mit Jodazetat zunächst nicht direkt das SH-haltige Enzym selber, sondern blockieren nur die Puffersubstanz Glutathion und erst sekundär damit auch das Coenzym A. Dieses führt nun zu einer Unterbrechung der Energiezufuhr vom Substrat her zum Tricarbonsäurezyklus, so daß damit zugleich auch die weitere Synthese von ATP aus den „Atmungskettenphosphorylierungen" verhindert wird, somit auch der Energielieferant für Aufbauprozesse ausbleibt, was dann zu der beobachteten Wachstumshemmung führt.

Da über den Chemismus der „Atmungskettenphosphorylierung" bisher nur Hypothesen vorliegen, lassen sich für die Art der Energiegewinnung der Kartoffelknolle, die zum Austreiben der Augen führt, noch keine sicheren Angaben machen. Es lassen sich aber aus weiteren eigenen Versuchen bereits folgende Schlüsse ziehen: Die für das Wachstum der Triebe benötigte Energie stammt nicht aus der eisenkatalysierten Atmung, die hier vielmehr eine nur untergeordnete Bedeutung hat, da das Austreiben von Augenstecklingen selbst durch 10^{-3} M Cyanid nicht beeinträchtigt wird. Dagegen spielt der Trikarbonsäurezyklus auch hier eine erhebliche Rolle, denn sowohl Halogenfettsäureester bei unzerteilten Knollen (Versuch 1—3) wie auch Jodazetat (5 Tage darin gebadete Augenstecklinge) vermögen in etwa $5 \cdot 10^{-4}$ M das Wachstum der Triebe völlig zu unterdrücken. Da aber auch Phenylthioharnstoff diese Wirkung besitzt, ein Inhibitor des Polyphenoloxydasesystems, der die Cytochromoxydase kaum beeinträchtigt (GODDARD und HOLDEN 1950), so müssen wir annehmen, daß der von dem Tricarbonsäurezyklus weitergegebene H_2 der Zellsubstrate über die bei der Phenoloxydation gebildeten o-Chinone als Akzeptoren direkt an den O_2 der Luft weitergegeben werden kann, so daß diese 1936 von SUTTER geäußerte Annahme somit zu Recht besteht.

Der Abbau der Urethane in der Kartoffel scheint bei den *höheren* Urethanen sehr gering zu sein, während in noch laufenden Versuchen selbst mit 10^{-2} M Äthylurethan keinerlei Wachstumshemmung von Augenstecklingen erreicht werden konnte. Auf keinen Fall ist dieser Abbau von Phenylurethan nur annähernd so rasch wie beim Warmblüter (Kaninchen), wo bei sofortiger Auslösung einer Narkose durch Phenylurethan (intravenös) diese bereits nach wenigen Minuten wieder verschwindet (FROMBERG 1914). So fanden auch BRYAN, SKIPPER und WHITE (1949) an Mäusen binnen 24 Std eine Ausscheidung von über 90% des injizierten Urethans mit markiertem C^{14}-Atom in der Atemluft, weitere 5—10% im Urin. Bei der Kartoffel scheint diese Anreicherung für die höheren Urethane nun besonders groß zu sein, denn in den Versuchen von TEMPLEMAN und SEXTON versagte das gegen Cerealien hochwirksame Isopropyl-phenyl-carbamat bei Mangold, Zuckerrüben, Flachs, Raps und Hederich.

War bei den nur in Überdosierung hemmend wirkenden Wuchshormonen stets eine möglichst hohe Außenkonzentration erforderlich, um auf jeden Fall eine

unerwünschte Stimulierung bei zu frühzeitiger Anwendung zu vermeiden, so entfällt diese Schwierigkeit bei den grundsätzlich anders wirkenden Urethanen infolge ihres Anreicherungsvermögens in den Zellen der Knolle aus einer durchaus unterschwelligen Umgebungskonzentration. So ist infolge dieses Zeitfaktors der Herbst sogar der günstigste (und praktisch auch bequemste) Anwendungstermin, obwohl auch bei Behandlung bereits ausgetriebener Knollen im Frühjahr die Triebe ohne Schädigung der Knolle langsam von der Spitze her absterben. — Es erfolgt also in der Knolle hier eine allmähliche Anreicherung des Wirkstoffes bis zu einem Optimum und später einem Maximum, so daß diese Kartoffeln schließlich auch nach Aufhören der Urethaneinwirkung noch jahrelang unverändert liegenbleiben können. Für die Anwendung der Urethane bei Saatkartoffeln ergibt sich daraus sinngemäß die Notwendigkeit, diese allmähliche Anreicherung zu berücksichtigen, die hier natürlich keinesfalls zu stark werden darf. Man muß deshalb die auch sonst bei Saatkartoffeln erforderliche erhöhte Sorgfalt bei der Lagerung beachten und besonders die experimentell ermittelbaren Faktoren wie Einwirkungsdauer und Lagerungstemperatur (Witterung!) in Abhängigkeit von der verwendeten Kartoffelsorte berücksichtigen. Dies wird sehr erleichtert durch die zwar schwache, aber sehr konstante Vergasungstendenz mancher Urethane, was auch die Gefahr einer Ablagerung derartiger Präparate verringert.

Ich bin Herrn Prof. Dr. R. Bauch, damals Rostock, für seine Anregung hinsichtlich der hemmenden Wuchsstoffwirkungen zu Dank verpflichtet. Besonderen Dank schulde ich ferner meiner damaligen technischen Assistentin Frl. Ilse Tiedemann für ihre stets zuverlässige und pünktliche Mitarbeit unter nicht immer leichten äußeren Umständen. Die Arbeiten wurden bis 1947 am Botanischen Institut der Universität Rostock und der Landwirtschaftlichen Versuchsstation daselbst durchgeführt, später am Institut für Pflanzenschutz der Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim und an den Botanischen Instituten der Universität Tübingen und der Technischen Hochschule Stuttgart, wofür ich den betreffenden Institutsleitern, den Herren Prof. Dr. Nehring, Prof. Dr. v. Guttenberg, Prof. Dr. Rademacher, Prof. Dr. Bünning und Prof. Dr. Ullrich für ihr großzügiges Entgegenkommen sehr zu Dank verpflichtet bin. Finanziell wurden die Arbeiten ab Sommer 1944 durch den damaligen Reichsforschungsrat und ferner durch das Oberkommando des Heeres weitgehend gefördert. Die letzten Untersuchungen am Botanischen Institut der Technischen Hochschule in Stuttgart werden zur Zeit seitens der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Auch diesen Stellen sei hier bestens gedankt.

Zusammenfassung.

1. Das Austreiben der Kartoffelknolle läßt sich durch eine Anzahl von Fermentinhibitoren, besonders gasförmige Halogenfettsäureester und zahlreiche Urethane hemmen, während andere Urethane stimulierend wirken.

2. Eine Wirkungszunahme der Verbindungen nach dem Gesetz der homologen Reihen, wie es für die Atmungshemmung durch die Carbaminsäureester bekannt ist, tritt für die Carbanilsäureester nicht ein.

3. Am weitaus stärksten hemmt das Austreiben neben einigen anderen Urethanen der Carbanilsäure-isopropylester (= Isopropylphenylcarbamat), der praktisch völlig geruchlos ist und trotz etwa 3fach geringerer

Vergasungstendenz doch mindestens 10mal stärker wirkt als Phenylurethan.

4. Die Primärwirkung der Urethane ist eine Fermenthemmung. Erst in zweiter Linie können sich gelegentlich zytologische Störungen in Form von Triebverdickungen und -verkürzungen äußern.

5. Diese Fermenthemmung kann wegen der wirksamen niederen Konzentrationen nicht ausschließlich auf einer ursprünglich angenommenen Dehydrasenhemmung beruhen. So findet durch die Halogenfettsäureester eine Blockierung des vermutlich durch Glutathion gepufferten Coenzyms A statt, während die Urethane wahrscheinlich über ein für Narkotica hochempfindliches Flavoprotein wirken.

6. Durch längere Einwirkung von Phenylurethan ließ sich auch die Bräunung von Kartoffelschnittflächen verhindern, was auf eine in diesem Falle doch erfolgte Dehydrasenhemmung in dem Polyphenoloxydasesystem schließen läßt.

7. Eine an unzerteilten ganzen Kartoffeltrieben festgestellte Verminderung der O_2-Aufnahme durch im Vakuum infiltriertes Bromazetamid ließ sich durch zugefügtes Fumarat teilweise wieder aufheben.

8. Die für das Wachstum der Triebe benötigte Energie wird vermutlich nicht über die eisenkatalysierte Atmung bezogen, da Wachstum und Atmung der Triebe völlig zyanidunempfindlich sind. Das Austreiben läßt sich vielmehr über das Tricarbonsäuresystem sowie das Polyphenoloxydasesystem vollständig kontrollieren.

9. Phenylurethan bewirkte an eingelagerten Kartoffeln neben der Hemmung des Austreibens auch einen deutlich verringerten Stärkeabbau bei nur schwacher Korrosion der Stärkekörner unter weitgehender Erhaltung ihrer inneren Struktur.

10. Mit Ausnahme von Methyl- und Äthylphenylurethan, bei deren Anwendung sämtliche Augen bei Unterdosierung der Verbindungen gleichzeitig und gleich stark auszutreiben vermögen, wird die Zahl der gebildeten Triebe nach Urethanbehandlung nur unwesentlich verändert.

11. Da die für die Hemmung erforderliche Urethankonzentration in der Zelle erst durch allmähliche Anreicherung aus einer schwachen Umgebungskonzentration bewirkt wird, ist (im Gegensatz zu den Wuchsstoffpräparaten) der Herbst der günstigste Behandlungstermin, doch sterben auch bei bereits ausgetriebenen Kartoffeln die Triebe nach Behandlung mit Phenylurethan innerhalb weniger Wochen von der Spitze her langsam ab, ohne daß die Knolle geschädigt wird.

Literatur.

BAUMEISTER, W.: Z. angew. Bot. **26**, 33 (1951). — BEHR, L.: Phytopath. Z. **15**, 407 (1949). — BERGER, J., and G. S. AVERY: Amer. J. Bot. **30**, 297 (1943); **31**, 11 (1944). — BONNER, J.: J. Gen. Physiol. **17**, 63 (1933); **20**, 1 (1936). —

Bonner, W. D., and K. V. Thimann: Amer. J. Bot. **37**, 66 (1950). — Boswell, J. G., and G. C. Whiting: Ann. of Bot. N. s. **2**, 847 (1938). — Braunstein, A. E., u. M. M. Lewitow: Biochem. Z. **252**, 56 (1932). — Bryan, C. E., H. E. Skipper and L. White jr.: J. of Biol. Chem. **177**, 941 (1949). — Caldwell, J., and J. Meiklejohn: Ann. of Bot., N. s. **1**, 478, 487 (1937). — Commoner, B., and K. V. Thimann: J. Gen. Physiol. **24**, 279 (1941). — Dorner, A.: Hoppe-Seylers Z. **81**, 99 (1912). — Fleckenstein, A.: Arch. exper. Path. u. Pharmakol. **205**, 21 (1948). — Friesen, G.: Planta (Berl.) **8**, 666 (1929). — Fromberg, K.: Arch. exper. Path. u. Pharmakol. **76**, 257 (1914). Zit. nach Heffter, Handbuch der experimentellen Pharmakologie, Bd. I, S. 481. 1923. — Gamamoto, A.: Acta phytochim. (Tokyo) **7**, 65 (1933) (nur Referat). — Gebert, Th.: Der Landwirt (Bozen) **1951**, Nr 9. — Giacosa, P.: Ann. di Chimia e Farm. **13**, 74 (1891). Zit. nach Heffter, Handbuch der experimentellen Pharmakologie, Bd. I, 481 (1923). — Goddard, D. R., and C. Holden: Arch. of Biochem. **27**, 41 (1950). — Guthrie, J. D.: Science (Lancaster, Pa.) **88**, 86 (1938). — Hemberg, T.: Acta Horti Bergiani **14**, 133 (1947). — Physiologia Plantar. **1**, 24 (1949); **3**, 17 (1950). — Holzer, H.: Angew. Chem. **64**, 248 (1952). — Howard, F. H., and L. McClintock: J. Cellul. a. Comp. Physiol. **15**, 249 (1940). — Hüttig, W.: Z. Bot. **26**, 1 (1933). — Lefévre, J.: C. r. Soc. Biol. Paris **208**, 301 (1939). — Lundsgaard, E.: Biochem. Z. **217**, 162; **220**, 1 (1930). — Lynen, F.: Liebigs Ann. **552**, 270 (1942). — Lynen, F., u. E. Reichert: Angew. Chem. **63**, 47 (1951). — Moewus, F., u. E. Schader: Z. Naturforsch. **6b**, 112 (1951). — Oehlkers, F.: Z. Abstammgslehre **81**, 313 (1943). — Biol. Zbl. **65**, 176 (1946). — Quantz, L.: Nachr.bl. biol. Zentr.anst. Braunschweig **1**, 8, 97 (1949). — Quastel, J. H.: Trans. Faraday Soc. **39**, 348 (1943). — Roark, R. C., and R. T. Cotton: Ind. Engng. Chem. **20**, 512 (1928). — Seelich, H.: Pflügers Arch. **243**, 283 (1940). — Sen, K. Ch.: Biochem. Z. **28**, 849 (1931). — Simonis, W.: Planta (Berl.) **35**, 188 (1947). — Sutter, H.: Erg. Enzymforsch. **5**, 273 (1936). — Szent-Györgyi, A.: Ber. dtsch. chem. Ges. A **72**, 53 (1939). — Szent-Györgyi, u. K. Vietorisz: Biochem. Z. **233**, 236 (1931). — Templeman, W. G., and W. A. Sexton: Nature (Lond.) **156**, 630 (1945). — Templeman, W. G., and J. O. Wright: Nature (Lond.) **165**, 570 (1950). — Thimann, K. V., and W. D. Bonner: Amer. J. Bot. **35**, 271 (1948); **36**, 214 (1949). — Warburg, O.: Hoppe-Seylers Z. **69**, 452 (1910); **70**, 413 (1911). — Wilson, A. R., and R. K. McKee: Agricult. **55**, 296 (1948).

Christian Dettweiler, Stuttgart-Berg,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule.

Planta, Bd. 41, S. 240—289 (1952).

DAS MOSAIK DER PFLANZENGESELLSCHAFTEN UND SEINE BEDEUTUNG FÜR DIE VEGETATIONSKUNDE.

Von

WERNER KRAUSE.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Juni 1952.)

Gesellschaftskomplexe als Arealproblem.

Die Arbeit des Inventarisierens und Kartierens der Pflanzengesellschaften, die in den letzten Jahrzehnten mit Nachdruck eingeleitet wurde, hat neben anderen Ergebnissen auch über die räumliche Verbreitung ihrer Gegenstände Wesentliches zutage gefördert. Zunächst ist die längst erfühlte Tatsache systematisch erfaßt worden, daß „charakteristische Artenverbindungen", die den Inbegriff der Pflanzengesellschaften bilden, über *große Erdräume* in auffallend gleichbleibender Ausprägung auftauchen. Zum anderen hat das „Muster" oder „Mosaik" des Pflanzenteppichs die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, in dem die einzelnen Pflanzengesellschaften zu eigentümlichen „Gesellschaftskomplexen" vereint sind. Diese angesichts der Großräumigkeit der Areale überraschenden Feststellungen geben Anlaß, Gesellschaftsmosaike über den Gesamtbereich ihres Vorkommens beschreibend zu verfolgen, ihre Veränderlichkeit zu prüfen und ihrer Entstehung nachzugehen. Prinzipielle Erörterungen sind bereits durchgeführt und für kleinere Gebiete an Beispielen geprüft worden (u. a. ALECHIN 1924; KELLER 1925, 1928, 1930; TÜXEN 1932, 1942, 1950a; ROBBINS 1934; SCHMITHÜSEN 1942; TROLL 1944; KNAPP 1948; SCHWICKERATH 1950; KRAUSE 1950), doch fehlt bisher die konsequente Bearbeitung eines *vollständigen Areals*. Im neuesten Lehrbuch (BRAUN-BLANQUET 1951, S. 469 und 530) werden die Gesellschaftskomplexe nur als Tatsache ohne den Versuch einer eingehenden Erörterung zur Kenntnis genommen.

Eine erschöpfende Behandlung läßt der Stand der Einzelkenntnisse noch nicht zu. Trotzdem soll eine skizzenhafte Bearbeitung versucht werden, die dem ausgebreiteten Gegenstand für den Anfang vielleicht geradezu angemessen ist[1]. Aus besonderem Anlaß wurde die Vegetation im Umkreis der Standorte einer einzelnen Pflanzenart, der Umbellifere *Ostericum palustre* BESS. behandelt. Das Interesse war zunächst in viel

[1] Die umfangreichen Vorarbeiten für Tabellen und Vegetationskarte konnte ich während meiner Assistententätigkeit an der Zentralstelle für Vegetationskartierung (ZfV), Stolzenau (Weser), dank besonderen Entgegenkommens des Institutsleiters, Herrn Prof. Dr. TÜXEN, in der Zeit von Oktober bis Dezember 1945 durchführen.

engerem Rahmen auf diese Pflanze gerichtet. Doch zeigten sich Beziehungen zwischen ihren Standorten und dem Problem der Gesellschaftskomplexe, denen nachzuspüren lohnend erschien (vgl. Abb. 3, S. 284).

Für die Inventarisierung der Pflanzengesellschaften konnten nicht immer soziologische Monographien als Quellen gefunden werden. Häufig mußten Florenangaben oder ungeordnete Artenlisten genügen, die bei kritischer Prüfung auf das Vorkommen bestimmter Gesellschaften zu schließen gestatten (Braun-Blanquet 1928, S. 60). — Über große Entfernungen gleichen sich ähnliche Bestände meist nicht so sehr, daß sie einer einzigen *Assoziation* zugeordnet werden können. Der Grad ihrer Übereinstimmung muß dann durch die Zuordnung zu weitergefaßten soziologischen Einheiten: Verbänden, Ordnungen und Klassen ausgedrückt werden. Außer den eigentlichen Pflanzengesellschaften wurde dem Mengenverhältnis der Ackerfrüchte Aufmerksamkeit gewidmet, dem ein fester Platz im Gesellschaftskomplex zukommt.

Zur Vergleichbarkeit der Pflanzenbestände über große Strecken.

An zwei Beispielen wurde zunächst eingehend geprüft, ob die Homogenität der Artenkombinationen einen Vergleich zwischen Pflanzengesellschaften über so große Areale überhaupt zuläßt, wie sie hier ins Auge gefaßt werden. Die Ergebnisse müssen in kürzester Zusammenfassung ohne den Druck von Gesellschaftstabellen gebracht werden.

Vom Querceto-Carpinetum typicum, das als ehemals vorherrschende Waldgesellschaft der lößbedeckten Ebenen des östlichen Mitteleuropa zu gelten hat (Tüxen 1937; Meusel 1937; Knapp 1942) wurden 119 Bestandsaufnahmen zusammengestellt, die aus dem Gebiet zwischen Thüringer Becken und Ukraine stammen (Preising 1943; Knapp 1944; Originalmaterial von Dr. Ellenberg, Hohenheim, und der ZfV. Stolzenau). Von den 126 Arten dieser Aufnahmen gehören 68 zur charakteristischen Artenverbindung des Querceto-Carpinetum typicum im Sinne der soziologischen Systematik, darunter eine große Zahl Holzgewächse, z. B. *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Evonymus europaea*, ferner krautige Charakterarten des Querceo-Carpinetum, z. B. *Stellaria holostea*, *Ranunculus auricomus* sowie Charakterarten der Querceto-Fagetea, z. B. *Poa nemoralis*, *Lamium galeobdolon*, die in Osteuropa außerhalb des Areals von *Fagus silvatica* den Charakterarten des Querceto-Carpinetum gleichgesetzt werden können. Diese Arten, die über die Struktur der Gesellschaft entscheiden, sind über alle Bestandsaufnahmen so gleichmäßig verteilt, daß an ihnen keine ins Gewicht fallende floristisch-soziologische Differenzierung der Gesellschaft erkennbar wird, die mit der disjunkten Lage der Probeflächen im Gesamtareal von rund 1500 km Länge in Beziehung gebracht werden könnte. Darüber hinaus stimmen die geprüften Bestände durch das Vorkommen von 27 Kahlschlags- und Wiesenarten sowie 12 Arten der wärmeliebenden Eichenwälder (Quercetalia pubescentis) überein. Die ersten, die hohe Stetigkeit erreichen, dringen aus Lichtungen, Kahlschlägen oder von Waldrändern ein, die letzten, weitaus selteneren, bedeuten Einstrahlungen aus regelmäßig benachbarten thermophilen Wäldern. Beide Gruppen gehören nicht zur eigentlichen Artenverbindung des Querceto-Carpinetum typicum, sie charakterisieren aber seine nächste Umgebung.

Diesem gleichbleibenden floristischen Grundbestand des Querceto-Carpinetum typicum überlagern sich einige Artengruppen untergeordneten Umfanges, die lokale Verbreitung haben und eine gewisse klimatische Differenzierung der Gesellschaft

andeuten. In den westlich vorgeschobenen Teilgebieten fanden sich 8 Podsolbewohner wie *Oxalis acetosella* und *Dryopteris spinulosa*. Im Südosten treten einige in Deutschland fehlende kontinentale Arten wie *Glechoma hirsutum* und *Arum Besserianum* auf, von denen aber nur 7 nennenswerte Stetigkeit erreichen, während die übrigen vereinzelt, in der Regel nur ein einziges Mal in den Bestandsaufnahmen auftauchen.

Im ganzen ergab der Vergleich innerhalb des Querceto-Carpinetum typicum zwischen Thüringen und der Ukraine einen *hohen Grad der Übereinstimmung in der floristisch-soziologischen Struktur* über diese weite Strecke, der nur eine *geringfügige örtliche Differenzierung* gegenübersteht. Zu einem entsprechenden Ergebnis führte die Bearbeitung der Quercetalia pubescentis, die im untersuchten Gebiet vorwiegend durch das Querco-Potentilletum albae vertreten sind.

Drittens mag auf die Rasengesellschaften hingewiesen werden, die mit dem Begriff der Steppe in Beziehung gebracht werden können. Zuvor sei bemerkt, daß für den folgenden großräumigen Vergleich nur die nördlichen Steppen-Unterzonen Osteuropas, d. h. die „Waldsteppe" oder „krautreiche Wiesensteppe" sowie die „großrasige Stipa-Steppe" (KELLER 1926, 1927 und 1930) Bedeutung erlangen. Die südlich anschließenden Unterzonen bleiben außer Betracht.

Von den Magerrasen im nördlichen Abschnitt der russischen Steppenzone ist bekannt, daß sie bemerkenswerte soziologische Ähnlichkeit mit den subkontinentalen Trockenrasen des Festucion valesiacae in Mitteleuropa besitzen (KELLER 1926; WALTER 1937; MEUSEL 1938). Kennzeichnend ist überall das Zusammentreten mäßig xerophiler Steppengräser, z. B. *Stipa ioannis*, *Koeleria gracilis*, mäßig xerophiler Dicotylen, z. B. *Filipendula hexapetala*, *Trifolium montanum* sowie hygrophiler Wiesenpflanzen wie *Festuca pratensis* und *Rumex acetosa*, ferner die Seltenheit der Annuellen und xerophilen Kryptogamen, die nach Süden zunehmen. Ein gewisser Unterschied ergibt sich höchstens aus einer geringfügigen Verarmung an östlichen Arten in den westlichen Arealteilen dieser Gesellschaften. Beschreibungen neuaufgefundener Rasenrelikte im Waldsteppengürtel der Ukraine (KLEOPOW 1928, 1933), die für die vorliegende Untersuchung besonders herangezogen wurden, bestätigen dieses allgemeine Ergebnis. Demnach dürfen auch die Rasen der nördlichen Steppenunterzone einem pflanzensoziologischen Vergleich mit ähnlichen Gesellschaften Mitteleuropas unterzogen werden.

Ungeachtet der floristischen Übereinstimmung ist besonders in der Diskussion um den Begriff der „Steppenheide" häufig ein prinzipieller Gegensatz zwischen steppenähnlichen Gesellschaften in Mitteleuropa und echten Steppen behauptet worden (vgl. MEUSEL 1939, S. 305ff.), der sich darauf gründet, daß diese Gesellschaften in Mitteleuropa samt und sonders anthropogenen Ursprunges seien. Abgesehen davon, daß für die prinzipiell bedeutungsvollsten, wenn auch sehr kleinen Stellen gute Gründe für eine gegenteilige Auffassung sprechen, kommt diesem Argument keine Überzeugungskraft zu, da russische Autoren anthropogene Entstehung oder Beeinflussung ihrer nördlichen Steppen als Selbstverständlichkeit mitteilen (KELLER 1926, 1927, 1930; KLEOPOW 1928, 1932; SMIRNOW 1940). Die Entstehung der nördlichen Wiesensteppe aus gerodetem Wald oder aufgelassenem Acker wird als Normalfall betrachtet und das „mäßige Viehweiden als notwendiges Element der natürlichen Herrschaft der Steppe" erklärt (KELLER 1926). Daher ist im folgenden die von BRAUN-BLANQUET und MOOR (1938, S. 8) formulierte Auf-

fassung vertreten, daß osteuropäische Steppengesellschaften des Festucion valesiacae bis nach Mitteleuropa, z. B. bis zum Südharz vordringen und dort eigentliche Steppeninseln bilden, die rings von Gebieten echt mitteleuropäischen Gepräges umgeben sind[1].

Das vielgestaltige Festucion valesiacae bedarf einer Unterteilung, die mangels einer allgemein anerkannten Gliederung in Anlehnung an andere Autoren provisorisch vorgenommen werden soll. Als Hauptgruppen stehen sich xerophile, artenarme *Stipa-Festuca*-Rasen und krautreiche mesophile Gesellschaften gegenüber, von denen die zweiten wiederum in *spontane* Rasen natürlicher Waldlichtungen an Steilhängen und in *anthropogene*, beweidete oder gemähte Bestände unterteilt werden können. Unter den letzten finden sich kontinentale Vikarianten des im südwestlichen Mitteleuropa verbreiteten Mesobrometum.

Provisorische Unterteilung der subkontinentalen Trockenrasen.

	Beispiele aus Mitteleuropa (Kozlowska 1925; Klika 1933; Meusel 1939)	In Osteuropa übliche Bezeichnung (Keller 1926; Kleopow 1928, 1933)
Xerophile Gruppe	Astragalo-Stipetum	Großrasige Stipa-Steppe
Mesophile Gruppe	Inuletum ensifoliae; *Cirsium pannonicum* — *Festuca sulcata* - Ass.; *Carex humilis* — *Stipa capillata* — *Aster linosyris* - Ges.	Krautreiche Wiesensteppe (spontanen Ursprungs)
	Brachypodium pinnatum — *Scabiosa ochroleuca* - Ass.	Krautreiche Wiesensteppe (anthropogenen Ursprungs)

Die Angaben zur großräumigen floristischen Homogenität der übrigen, im folgenden erwähnten Gesellschaften können ähnlich begründet werden wie für diese ausführlicher behandelten Beispiele.

Das Gesellschaftsinventar des behandelten Komplexes.

Tabelle 1 zeigt die Pflanzengesellschaften, die in den Gebieten aufgefunden wurden, in denen die Leitpflanze *Ostericum palustre* ihren Verbreitungsschwerpunkt im näheren Osteuropa und östlichen Mitteleuropa besitzt[2]. In Abs. 1 finden sich 19 Pflanzengruppen und Gesellschaften, die über alle bis zu 1500 km voneinander entfernte Teilgebiete nahezu konstant vorkommen und den weitaus größten Teil des Pflanzenteppichs bilden. Sie lassen aus dem Tabellenbild die Vorstellung gesetzmäßig gefügter Gesellschaftskomplexe unmittelbar erwachsen. Besonders

[1] Die Auseinandersetzung hat sich in jüngster Zeit nochmals auf eine andere Ebene verlagert. Für die ukrainischen Schwarzerdesteppen wird neuerdings auch die Bezeichnung „Pseudosteppen" benutzt (Braun-Blanquet 1951, S. 341).

[2] Die Beweisführung für die in Tabelle 1—4 und Abb. 3 enthaltenen Einzelangaben beansprucht mehr Raum als der hier wiedergegebene prinzipielle Teil der Arbeit. Auf ihren Druck mußte verzichtet werden.

Tabelle 1. *Das Gesellschaftsinventar des untersuchten Komplexes zwischen der Ukraine und dem östlichen Harzvorland.*

	Leipziger Bucht	Nordöstliches Harzvorland	Thüringer Becken	Mittelböhmen	Mähren (Hanna-Ebene)	Thorn-Bromberger Becken	Wolhynische Hochfläche	Mittlere Ukraine	
1. Grundbestand an Pflanzengesellschaften.									
a) Weizen-Gerste-Zuckerrübe-Luzerne	++	++	++	++	++	++	++	++	Trockene, für Ackerkultur geeignete Ebenen („zonaler" Standort)
Delphinietum consolidae	|	+	++	++	++	++	+	+	
Onopordetum acanthii	|	+	+	+	+	+	+	+	
Raps	++	+	++	++	+	+	+	+	
Kartoffel-Roggen-Hafer	++	++	++	+	+	++	++	+	
Querceto-Carpinetum typicum	‖	‖	‖	‖	‖	‖	‖	‖	
b) Querco-Potentilletum albae	+	+	+	+	+	++	++	+	Trockene Aushagerungsstandorte. Im W hauptsächlich an südexponierten Abhängen. Im O auch extensiv bewirtschaftete Ebenen
Astragalo-Stipetum	|	+	+	?	+	+	?	+	
Inuletum ensifoliae und andere Waldsteppen-Ges.	|	+	+	+	+	+	|	+	
Festucion valesiacae, anthropogen	|	+	+	+	+	+	+	+	
c) Myriophyllo-Nupharetum	+	+	+	+	+	+	+	+	Verlandungs- und Überschwemmungsstandorte (feuchte Anreicherungsstandorte)
Scirpeto-Phragmitetum	+	+	+	+	+	+	|	+	
Caricetum elatae + C. gracilis	|	|	|	|	|	|	+	|	
Eriophorion latifolii	|	+	+	+	+	+	+	?	
Molinietum coeruleae, basikline Gruppe	+	+	+	+	+	+	+	?	
Agrostis alba — Juncus Gerardi-Ass.	+	+	+	|	|	+		+	
Alnetum glutinosae	|	|	|	|	|	|	|	|	
Querceto-Carpinetum corydal.	+		+	+	+	+		+	
Querceto-Carpinetum stachyetosum + filipenduletosum	|						|	|	
2. Örtlich auftretende, differenzierende Gesellschaften.									
a) Dicrano-Pinetum		|		+		+	|	+	Sandstandorte und oligotrophe Moore. Lokale edaphische Variante des Gesellschaftskomplexes
Koeleria glauca — Fest. psamm.-Ass.	|	|		+		+		+	
Scheuchzerietum palustris						|	+		
Sphagnion medii						|	|		
Betuletum ledetosum						|	|	|	
Caricion canescentis-fuscae						?	|		
b) Salicornietum herbaceae	|	|	|				|	|	Salzstandorte
c) Hirse				+	+	+	|	++	Nur im Südosten verbreitet. Geographische, klimatische Variante des Komplexes
Cirsium rivulare — C. canum-Ass.				+	+		+	+	
Sonnenblume							|	|	
Beckmannion eruciformis								+	

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

	Leipziger Bucht	Nordöstliches Harzvorland	Thüringer Becken	Mittelböhmen	Mähren (Hanna-Ebene)	Thorn-Bromberger Becken	Wolhynische Hochfläche	Mittlere Ukraine	
d) *Cirsium ol. — Angelica silv.*-Ass.	+	+	+	>		+			Nur im Südwesten und Westen verbreitet. Geographische, klimatische Variante des Komplexes
Mesobrometum erecti	|	|	|						
Agrostidion spicae venti	+	|	|	>					
Artemisietalia vulgaris	+	+	+	>					
Lupinus luteus	|	|	|			|			
Arrhenatheretum elatioris	+	+	+	+	>				
Weinbau	|		|	|					
Corynephoretum typicum	|	|							
e) Mais					|			+	Nur im Süden verbreitet

++ Weit verbreitete, zum Teil landschaftsbestimmende Gesellschaften und Kulturpflanzen; + häufige, gut entwickelte Gesellschaften und Kulturpflanzen von geringerer Flächenbedeckung; | selten und fragmentarisch auftretende Gesellschaften; ‖ durch Kultivierung verdrängte, ehemals verbreitete Gesellschaften; |, + Quellen unzulänglich, Gesellschaften nach glaubwürdigen Analogieschlüssen zu erwarten; ? Quellen unzulänglich, Vorkommen fraglich oder Stellungnahme nicht möglich; ohne Zeichen: Gesellschaft nach zuverlässig erscheinenden Quellen nicht vorhanden; > Gesellschaft in der Pfeilrichtung ausklingend, genaue Verbreitungsgrenze nicht bekannt.

bemerkenswert erscheint, daß der gefundene Komplex sich aus Gesellschaften der *allerverschiedensten Standorte vom verlandenden Gewässer bis zur trockenen Hügelkuppe* zusammensetzt, daß er also nicht auf ein einzelnes willkürlich gewähltes Merkmal gegründet ist. Gleichzeitig läßt die Vielzahl der unterschiedenen Gesellschaften die Möglichkeit einer differenzierten ökologischen Analyse der betrachteten Gebiete durch die angewandte Methode ahnen.

Aus Abs. 2 der Tabelle 1 ergibt sich außerdem ein gewisses Auseinanderstreben der verglichenen Objekte. Hierzu tragen zunächst die an abweichende geologische Unterlagen gebundenen Gesellschaften bei (Abs. 2a und b). Ihre Sonderstandorte brauchen nicht überall dort aufzutreten, wo die konstanten, offenbar mit einer gewissen Zwangsläufigkeit verwirklichten Gesellschaften vorhanden sind. Außerdem zeigt sich ein Gegensatz insofern, als in den westlichen Teilgebieten zusätzlich einige Gesellschaften und Kulturpflanzen des subatlantischen Klimas

auftauchen (Abs. 2d), denen im Südosten eine entsprechende Gruppe des subkontinentalen Klimas gegenübersteht (Abs. 2c). Auf diese und weitere geographische Varianten wird ausführlicher im zweiten Hauptteil der Arbeit einzugehen sein. Vorläufig mag als Ergebnis festgehalten werden, daß über ein bemerkenswert weites Areal immer wieder die in Abs. 1 verzeichnete große Zahl Pflanzengesellschaften im Gelände nebeneinanderstehen.

Nur auf einen Unterschied der Dimensionen muß noch aufmerksam gemacht werden. In der Schwarzerdezone der Ukraine kann sich der Beobachter tagelang bewegen, ohne anderem zu begegnen als der Kultursteppe, dem typischen Eichen-Hainbuchenwald und den um die *Cirsium rivulare*-Ass. und die *Juncus-Gerardi*-Ass. gruppierten Wiesen. Wenn er die wenigen Fundorte kennt, wird er auch Steppenrasen finden. Beginnt er seine Wanderung im mitteldeutschen Trockengebiet, wird er zunächst die gleichen Gesellschaften in ähnlicher Vollkommenheit und Exklusivität finden. Sowie er aber nach wenigen Kilometern den ersten Bergzug erreicht, begegnet ihm auf Kalkuntergrund montaner Buchenwald oder dealpine *Sesleria*-Matte, auf Sandsteinuntergrund subatlantische *Calluna*-Heide oder Querceto-Betuletum, die alle zutiefst abweichenden Komplexen angehören. Von diesen und noch anderen Vegetationstypen, die in den Ebenen des Südostens fehlen, wird der hier behandelte Gesellschaftskomplex in Mitteldeutschland eingeengt, stellenweise sogar bis zum äußersten eingeengt (vgl. KNAPP 1948, S. 82ff.). In den lößbedeckten Tiefebenen hat er sich jedoch auch hier in hohem Reinheitsgrade entwickelt, dessen Wahrnehmung angesichts der von allen Seiten anbrandenden fremden Gesellschaften durchaus keine Selbstverständlichkeit, sondern ein überraschendes Problem bedeutet.

Zur Erklärung der vegetationskundlichen Befunde.

Die ökologische Einheitlichkeit des Untersuchungsgebietes.

Alle Teilgebiete zeichnen sich durch das Auftreten von Schwarzerde aus, die in Mitteldeutschland, südlich des Thorn-Bromberger Beckens, in Böhmen und Mähren Inseln bildet, von Wolhynien an bis zum Jenissei als geschlossene Bodenzone entwickelt ist. Die *Ostericum*-Gebiete liegen sämtlich innerhalb der *nördlichen* und *mittleren*, verhältnismäßig feuchten Unterzonen des Schwarzerdegebietes (GLINKA 1914; KELLER 1926). In diesem Bereich werden spezifische, zum großen Teil vom Klima gesteuerte ökologische Faktoren wirksam (GLINKA 1914; STEBUTT 1930; STREMME 1930; LAATSCH 1944). Zu ihnen gehört der „mäßige" Durchfeuchtungsgrad, der die Bodenauswaschung in engen Grenzen hält, im Sommer sogar eine schwache Ansammlung löslicher Verwitterungsprodukte in den oberen Bodenschichten zuläßt, der aber noch genug

Feuchtigkeit für üppigen Pflanzenwuchs während des Frühjahrs bringt. Ferner gehört die Unterbrechung der mikrobiellen Aktivität durch kalte Winter und heiße Sommer hierher, die die Anhäufung großer Humusmassen im Gefolge hat. Auch das reiche Bodenleben, die günstige physikalische Struktur, der hohe Gehalt an echten, für gesunden Boden kennzeichnenden Huminsäuren und die Stabilität des absorbierenden Bodenkomplexes sind Eigenarten dieses Bodentyps. Im Ausgangsmaterial herrschen kalk- und magnesiumreiche, zu feinkörniger, tiefgründiger Verwitterung neigende Gesteine wie Löß und Geschiebemergel, während auf Sand die Schwarzerdebildung gehemmt ist (Walter 1932, S. 502).

In bezug auf den landwirtschaftlichen Wert ist die *Vorstellung der optimalen Konzentration vieler wachstumsfördernder Größen* mit Ausnahme vielleicht des Wassers für die nördliche Schwarzerdezone längst zur Selbstverständlichkeit geworden (Stebutt 1930, S. 379ff.; Walter 1943, S. 23). Für die Analyse des umfangreichen, spontanen Gesellschaftskomplexes, der sich um die Äcker gruppiert, erscheint es jedoch angebracht, sich dieses Optimums der Eutrophie ausdrücklich zu erinnern, das schon Firbas (1924, S. 349) in ähnlichem Zusammenhang streifte. Seine Formulierung, daß „die überwiegende Mehrzahl der Elemente unserer pontischen xerothermen Flora als allgemein eutroph, hingegen nicht als Kalkpflanzen, aber auch nicht als lediglich von den physikalischen Eigenschaften des Bodens abhängig anzusehen sind" gibt eine konzentrierte ökologische Deutung des gesamten Standortmosaiks der nördlichen Schwarzerdezone.

Besonders deutlich kommt die allgemeine Eutrophie in der nahezu lückenlosen Ackernutzung und dem vielseitigen Fruchtartenverhältnis zum Ausdruck. Weizen, Gerste, Luzerne, Zuckerrübe, Raps und Erbse als anspruchsvolle Bewohner nährstoffreichen Bodens gedeihen optimal. Roggen, Hafer und Kartoffel können gleichfalls mit Erfolg angebaut werden (Vaatz 1942). Nach Nordwesten und Südosten schließen Gebiete mit engeren Nutzungsmöglichkeiten an, in denen Roggen, Hafer und Kartoffeln bzw. Weizen einseitig zur Vorherrschaft gelangen. Alle Teilgebiete vom Thüringer Becken, dem nordöstlichen Harzvorland, der Leipziger Bucht über das böhmische Kreidehügelland, die Hanna-Ebene in Mähren, das Land Kujawien südlich des Thorn-Bromberger Beckens, die wolhynische Hochfläche bis zur mittleren Ukraine gehören dem gleichen Typ der unübersehbar weiten Ackerlandschaft an, die sich dem Autor am deutlichsten in dem Augenblick offenbarte, als er von einem freien Hügel im Thüringer Becken nach allen Himmelsrichtungen bis zum Horizont nicht einen einzigen Baum gewahren konnte.

Neben der umfassenden Übereinstimmung des Großstandortes deutet der in WO-Richtung stetig zunehmende Kontinentalitätsgrad auf einen Klimaunterschied, der die WO-Differenzierung des Gesellschaftsmosaiks

(Tabelle 1, Abs. 2c und d) verständlich macht. Die Differenz zwischen den Mitteltemperaturen des wärmsten und des kältesten Monats wächst zwischen Erfurt und der Ukraine von 18,1° auf 29°. Das Jahresmittel bleibt dagegen annähernd gleich, während die Juli-Temperaturen schwach zunehmen. Die Milderung der Gegensätze nach Westen bringt jedoch noch keinen durchgreifenden Klimaumschlag hervor. WERTH (1927) zieht Thüringer Becken und nordöstliches Harzvorland noch zum „subsarmatischen Bezirk" Deutschlands. Ebenso bleibt die Höhe der mittleren Jahresniederschläge mit 500—600 mm sowie ihre jahreszeitliche Verteilung in den Schwarzerdegebieten zwischen der Ukraine und Mitteldeutschland annähernd gleich.

Standorts- und Gesellschaftskomplexe als allgemeine Naturerscheinung.

Vorgänge, die die Komplexbildung zu erklären gestatten, wurden von ROBBINS (1934), MILNE (1936) und PALLMANN (1943) untersucht. Auch HAZARD (1891), GLINKA (1914, S. 72ff.), SUKATSCHEW (1930, S. 200), STREMME (1926, S. 153), STEBUTT (1930, S. 413) boten spezielle Beiträge. Alle Erklärungen stimmen sinngemäß in der Vorstellung überein, daß die Pflanzenstandorte von zwei antagonistischen Faktorengruppen geformt werden. Großklima und großflächig-einheitlicher Gesteinsuntergrund arbeiten gemeinsam auf das Entstehen weitgespannter, homogener Großstandorte hin. Unabtrennbar von dieser Entwicklungsrichtung wirkt jedoch eine gleichzeitige Aufgliederung in Sonderstandorte durch differenzierende Kräfte, die weltweit verbreitet sind und überall gleichsinnig eingreifen. *Sie schaffen über den ganzen Bereich eines in seinen Voraussetzungen gegebenen, jedoch nie ganz rein verwirklichten Großstandorts ein bestimmtes Nebeneinander sich wiederholender Kleinstandorte.*

Hervorragende Bedeutung erlangt die *Bodensortierung* durch die *Schwerkraft*, vor allem in Verbindung mit fließendem Wasser, wofür die Sohle regelmäßig überschwemmter Täler ein Beispiel bietet. Die ungleiche Strömungsgeschwindigkeit der Hochwasserwelle im Querschnitt des Tales läßt den Kies an anderen Stellen zur Ablagerung gelangen als den Ton und schafft dadurch ein geordnetes Mosaik grundverschiedener Bodenarten, das in der Regel mit bestimmten Reliefbildungen und Grundwasserständen verbunden ist. Von diesem Mosaik der Kleinstandorte wird die Kleingliederung der Vegetation bestimmt, deren übergeordneter Gesamtcharakter seinerseits vom bodenbildenden Material und vom Großklima abhängt. Bringt z. B. in Süddeutschland der Fluß kalkreiche Schwemmstoffe mit, siedelt sich ein basiphiler und thermophiler Gesellschaftskomplex an, der auf den erhöhten Stellen Mesobrometum, auf mittlerem Niveau *Salvia pratensis*-Arrhenatheretum, in den nassen Senken eine Zonenfolge von *Cirsium oleraceum*-Ass., basiphilem Molinietum, Eriophorion latifolii und Großseggenröhricht einschließt. Kommt

der Fluß aus einem Silikatgebirge, entsteht ein paralleles Mosaik azidiphiler Gesellschaften, das vom Nardo-Callunetea — Magerrasen über *Festuca commutata*-Arrhenatheretum, *Senecio aquaticus*-Ass., Molinietum nardetosum bis zum Caricetum inflato-vesicaria ereicht. Der spezifische Aufbau beider Komplexe aus einer größeren Zahl definierter Gesellschaften ergibt sich zwangsläufig aus der mechanischen Sortierung und differenzierten Ablagerung eines zunächst regellos gemischten Abschwemmaterials. Am Beispiel des Mosaiks der Wiesengesellschaften in Flußtälern hat ALECHIN (1924) die Erforschung der Assoziationskomplexe durch *Kartierung* (von ihm „Projektion" genannt) mit prinzipieller Klarheit, wenn auch mit bescheidenen technischen Mitteln eingeleitet.

Auch an Bergen und Abhängen, selbst wenn sie sehr flach geneigt sind, bringt die Schwerkraft zu Komplexen koordinierte Sonderstandorte hervor. Indem das Wasser von konvexen Geländeformen Feinerde und gelöste Substanzen abschwemmt, hinterläßt es dort „Aushagerungsstandorte" und schafft gleichzeitig in den angrenzenden konkaven Geländeformen „Anreicherungsstandorte", auf denen sich die herabgeführten Substanzen ablagern (HAZARD 1891; PALLMANN 1943). Diese Subtraktion von Substanzen an einer Stelle und ihre Addition an einer anderen bildet den Kausalzusammenhang für das Entstehen definierter Standortmosaike, deren Wesen von MILNE (1936) als „function of level and slope, which govern drainage" gekennzeichnet wird.

Je nach Klima und Ausgangsgestein können derartige Komplexe im Einzelfall die verschiedensten Erscheinungsformen annehmen, ohne sich im Prinzip zu unterscheiden. WALTER (1939, S. 763ff.) beschreibt eine entblößte, tief zertalte Hochebene, in deren Bereich horizontale Felsstandorte, Blockhalden an den Talflanken und feinkörniger Schwemmboden auf den Talsohlen einen vorwiegend durch *mechanische Bodensortierung* geformten Komplex bilden. Vom Transport *gelöster Substanzen* abhängig sind dagegen die von GLINKA (1914) und KELLER (1925, 1928) aus den südlichen Steppen Rußlands beschriebenen, „ökologische Reihen" genannten Komplexe. Hier führt das schnelle Verdunsten des wenigen Niederschlagswassers zur Salzanhäufung in flachen Senken, die auf wenige Zentimeter Niveauunterschied große ökologische Gegensätze und ein kontrastreiches Mosaik koordinierter Pflanzengesellschaften schafft. KELLER behandelt an diesem Beispiel die Kausalität der Bildung eines im ariden Klima verbreiteten Komplexes mit allgemeingültigen Ergebnissen. Im humiden Klima bildet die enge Bindung zwischen dem Eutrophiegrad der Gewässer, Sümpfe und Moore und der mineralogischen Beschaffenheit ihrer Umgebung ein entsprechendes Beispiel. Auch hier muß die Ursache in der Konzentration und chemischen Qualität der

Bodenlösung gesucht werden, die aus dem Mineralboden in die Gewässer fließt. Umfangreiches Material bringt ILVESSALO (1934).

Zu Komplexen verbundene Sonderstandorte werden weiterhin durch das vom Relief gesteuerte Lokalklima geschaffen. Hier wirken die örtlichen Temperaturen, die Kontinuität, Mächtigkeit und Dauer der Schneedecke, die Sprengwirkung des Frostes, die Wasserundurchlässigkeit des gefrorenen Bodens, sekundär auch Makro- und Mikroflora zusammen und bringen größte Gegensätze der Kleinstandorte hervor. Ein Beispiel ist aus dem Harz beschrieben worden (TÜXEN und DIEMONT 1937). Hier hat der Buchenwald, der das Gebirge geschlossen überzieht, vier Subassoziationen ausgebildet, deren jede an eine bestimmte Lage zur Himmelsrichtung gebunden ist. KRAUSE (unveröff.) beobachtete, daß sogar Bergrippen von wenigen Metern Höhe, die sich an einem gleichmäßig geneigten Abhange hinabziehen, in ihrem Bereich die reliefbedingte Differenzierung des Waldes erzeugen. Gegensätze des Gesteinsuntergrundes können zur Erklärung nicht herangezogen werden, da das Vegetationsmosaik kleinräumiger ist als das der Gesteine. Vielmehr müssen Faktoren angenommen werden, die ausschließlich von der Lage zur Himmelsrichtung abhängen, wofür kaum andere als die Atmosphärilien in Betracht kommen. Auch hierzu hat PALLMANN (1943) bodenkundliche und ökologische Erklärungen gegeben.

Die von Schwerkraft und Lokalklima geschaffenen Gegensätze zwischen den Kleinstandorten eines Komplexes verstärken sich auf dem Umwege über die Vegetation. Die *ausgehagerten* Standorte tragen lichten, schwachwüchsigen, die *Anreicherungsstandorte* dichten, üppigen Pflanzenbestand. Dadurch entstehen Unterschiede in der Ansammlung von Streu, in der Wasserkapazität des Bodens und der Beschattung, die den ohnehin mageren Hangteilen ein weiteres Minus in der Stoffbilanz, den ohnehin angereicherten ein weiteres Plus verschaffen. Ein Komplex, an dessen Zustandekommen die Pflanzen in besonders hohem Grade beteiligt sind, da sie die Reliefunterschiede selbst schaffen, bildet das Bult-Schlenkensystem der Hochmoore. An diesem Beispiel ist die Koppelung unterschiedlicher Pflanzengesellschaften so klar erkannt worden, daß PAASIO (1937) die Forderung nach *Systematisierung* der Gesellschaftskomplexe aufstellen konnte.

Als letztes Beispiel der durch einfache Relieffaktoren geformten Komplexe sei die Zonierung nach dem Grundwasserstand in flachwelligem Gelände mit hoher Durchfeuchtung erwähnt. Angesichts eines hierher gehörenden Beispiels wurde die Formulierung gefunden, die alle durch gesetzmäßige Abwandlungen eines einzelnen übergeordneten Standortfaktors aneinandergebundene Pflanzengesellschaften einem einfachen Begriff unterzuordnen gestattet. Sie spricht von „Kontaktgesellschaften" (TÜXEN und PREISING 1942, S. 17) und bezeichnet den

Tatbestand, daß „im Gelände die verschiedenen Gesellschaften nicht wahllos nebeneinander angeordnet sind, sondern in ihrer Gruppierung eine besondere Regelmäßigkeit zeigen, indem immer wieder gleiche Gesellschaften sich berühren".

Mitunter entstehen Komplexe eigentümlicher Art, die trotzdem auf einfache mechanische Kräfte zurückgeführt werden können. POLUNIN (1934) beschreibt den arktischen „Steinpolygonboden", in dem Bodensortierung in horizontaler Richtung ein Mosaik polygonförmiger Schlammflächen von 1—2 m Durchmesser und dazwischenliegender Leisten grobsteinigen Bodens hervorruft. Diese beiden Standorte tragen stark unterschiedliche Vegetation. Das Phänomen läßt sich durch örtliche Ungleichheit der Frostspaltung und seitliche Schubwirkung der gefrierenden Bodenmasse erklären.

Die Beispiele zeigen, daß Standorts- und Gesellschaftsmosaike auf der ganzen Erde durch das Eingreifen weniger elementarer Naturkräfte entstehen, deren wichtigste Schwerkraft und Atmosphärilien sind. Selbstverständlich liegen zwischen dem ersten Eingreifen dieser Kräfte und dem letzten Ergebnis der von ihnen eingeleiteten Vorgänge komplizierte Kausalketten, an denen auch Organismen beteiligt sind. Doch besteht das eigentlich Merkwürdige nicht in der Kompliziertheit der Vorgänge, sondern darin, daß sie *Anstoß und Richtung durch einfachste, allgemeinste Kräfte* erhalten. Hier liegt die Ursache für die weite Verbreitung und Gesetzmäßigkeit des Phänomens der Standorts- und Gesellschaftsmosaike.

Mindestens in den gemäßigten Breiten ist durch den Menschen die Mannigfaltigkeit der Pflanzendecke so erhöht worden (LINKOLA 1916/21), daß ein Verständnis der aktuellen Zustände nur durch Beachtung der anthropogenen Eingriffe erreicht werden kann. Der Mensch hat die wenigen Vegetationstypen, die in der Naturlandschaft vorherrschten, zugunsten einer größeren Zahl synanthroper Gesellschaften zurückgedrängt, deren Pflanzen vor seinem Eingreifen auf seltene, kleinflächige Sonderstandorte, z. B. Waldränder an Flüssen, Eingänge von Tierbauen, beschränkt waren.

Stellaria media, deren vom Menschen unabhängige, natürliche Standorte nicht sicher bekannt sind, kommt nach PETCH (1933) möglicherweise spontan auf unkultivierten Inseln in Kolonien von Sturmtauchern (*Puffinus* spec.) vor, deren Boden durch die in Erdhöhlen nistenden Vögel ähnlich einem Garten intensiv gedüngt und umgelagert wird. Der Weg der *Stellaria media* von einem Bewohner der punktförmig längs der Küste verteilten Vogelberge zum allgegenwärtigen kosmopolitischen Unkraut bezeichnet das Ausmaß anthropogener Eingriffe in die Pflanzendecke.

Die Veränderungen durch den Menschen bedeuten insofern Willkürakte, als in gewissen Grenzen die Form, in weiten Grenzen die Intensität der Nutzung frei gewählt werden kann. Aus einer bestimmten natürlichen

Waldgesellschaft kann nach Belieben Extensivweide (Heide), Intensivweide, Mähwiese, Acker, Wechselwiese, Siedlungsgelände mit Ruderalvegetation, Garten oder künstlich umgestalteter Forst verschiedenartiger Zusammensetzung und Nutzung gemacht werden. Häufig wird zwar *eine* Nutzungsform als wirtschaftlich wertvollste bevorzugt, doch bleibt die grundsätzliche Freiheit, aus einer natürlichen Ausgangsgesellschaft durch verschiedene Nutzung mehrere „Ersatzgesellschaften" (TÜXEN 1939, vgl. auch ALECHIN 1924, S. 35) zu schaffen.

Dieser Freiheit steht, wie z. B. LINKOLA (1922), ALECHIN (1924), TÜXEN (1937, 1939), SCHWICKERATH (1950) zeigen, eine starke Bindung gegenüber. Welche soziologische Zusammensetzung eine Wiese haben wird, ist in engen Grenzen durch die gleichen Standortsfaktoren vorbestimmt, die vorher über die Zusammensetzung des Waldes entschieden, aus dem die Wiese entsteht. Auf eine definierte Ausgangsgesellschaft folgt für jede Nutzungsweise zunächst nur eine einzige, soziologisch ähnlich scharf definierte Ersatzgesellschaft. Selbst stärkste Eingriffe können die ursprünglichen Standortsbedingungen nicht ganz ausschalten; und die Vorstellung, daß der „Ring" der Ersatzgesellschaften jeder natürlichen Gesellschaft (SCHWICKERATH 1950) nicht willkürlich ausweitbar ist, kann nach vielen Beobachtungen als gesichert gelten. Demnach schafft der Mensch, wenn er Ersatzgesellschaften einführt, gegenüber der Naturlandschaft eine *zusätzliche, jedoch keine schrankenlose* Mannigfaltigkeit, so daß auch in der Kulturlandschaft die naturräumliche Gliederung erkennbar bleibt (SCHMITHÜSEN 1942, S. 28). Zahlreiche zerstreute Angaben über die genetische Zuordnung von Ersatzgesellschaften finden sich bei TÜXEN (1937).

Standortsmosaike, deren Entstehung im wesentlichen von Schwerkraft und Atmosphärilien ausgeht, sind als Standorts-„*Catena*" aus Afrika beschrieben worden (MILNE 1936). Ihre Kenntnis hat die grundlegende Einsicht geweckt, daß eine hochkomplizierte Aneinanderreihung gegensatzreicher Biotope auf einfachste Reliefwirkungen zurückgeführt werden kann. Doch sind die Entstehungsbedingungen der Komplexe selten so eindeutiger Art wie im Falle der reinen Catena, die in Gebieten mit modellmäßig einfachem Reliefbau erkannt wurde. In allen anderen Beispielen wirken diese einfachen Kräfte zwar mit, sie werden aber beeinflußt oder erweitert durch individuelle, örtliche Sonderbedingungen, die sich unter Umständen in den Vordergrund drängen und vom einfachen Schema zunächst wenig erkennen lassen. Dieses *Zusammentreffen eines gleichbleibenden Grundprinzips mit einer niemals streng wiederholten Variabilität* bildet den interessantesten Gegenstand der Erforschung von Gesellschaftskomplexen. Ihm soll der zweite Hauptteil der Arbeit gewidmet sein.

Besonders häufig erwächst die zusätzliche Mannigfaltigkeit des Mosaiks durch Wechsel im Gesteinsuntergrund. In diesem Falle ist die Korrelation zwischen den Elementen der Komplexe loser als etwa zwischen Aushagerungs- und Anreicherungsstandort, da keine zureichenden Bedingungen dafür vorliegen, daß sich ein bestimmtes Mosaik zutage tretender Gesteinsschichten regelmäßig wiederholt. Doch dürfen diese Variationsmöglichkeiten nicht überschätzt werden, weil viele für den Geologen ungleiche Gesteine einander als Standortsbildner ähneln. Seitens der Bodenkunde wird dies durch SCHÖNHALS (1951) zum Ausdruck gebracht, der die Vielzahl der Grundgesteine in Hessen nach ihrem Basengehalt auf vier Gruppen zurückführt und zu einer Standortseinteilung gelangt, die mit dem Vegetationsmosaik bestens übereinstimmt (KRAUSE unveröff.). Am Beispiel des Komplexes der *Ostericum*-Standorte entsteht die geologische Erweiterung des Standortmosaiks durch das Nebeneinander von Grundgesteinen verschiedenen Eutrophiegrades, insbesondere Löß und Mergel einerseits, Sand und Sandstein andererseits.

Anwendung der allgemeinen ökologischen Ergebnisse auf das Gesellschaftsmosaik der untersuchten Gebiete.

Die Homogenität des Großstandortes, von der aus das Verständnis für die Komplexbildung gesucht werden muß, ist für die nördliche Schwarzerdezone in der Vorstellung der *durchgreifenden Eutrophie* bereits zusammengefaßt worden. Im gleichmäßigen Substrat des zonalen Bodentyps werden die Kleinstandorte überwiegend durch die typischen *weichen* Geländeformen dieser Zone geprägt. Das schwach bewegte Relief schafft zunächst die Voraussetzung für das Vorherrschen eines einzigen ausgeglichenen Standorttyps, der sich unter der gegenwärtigen Nutzung als grenzenlos weite Ackerebene darbietet. Doch kann in den flachen Senken genug Wasser zusammenlaufen, daß sich Schwemmboden, Humus und gelöste Substanzen anreichern, ohne daß die Salzanhäufung die milde Form der Kalkverbrackung überschreitet. Ebensowenig wie die Anreicherung über eine für den Pflanzenwuchs günstige Konzentration hinausgeht, ist eine ins Gewicht fallende Verarmung der Aushagerungsstandorte zu erkennen. Das geringe Gefälle und die niedrige Durchfeuchtung halten den Substanzverlust je Flächeneinheit niedrig, wozu die stabile Struktur der Schwarzerde beiträgt. Steilhänge an Flußtälern oder junge Erosionsschluchten bieten je nach Lage zur Himmelsrichtung extremeres oder gemildertes Lokalklima, das bereits an die südlich oder nördlich anschließenden Vegetationszonen erinnert.

In vielen der verglichenen Gebiete drängen sich in diese Standortskette, die in der Regel Löß oder Geschiebemergel zum Substrat hat,

abweichende Glieder über fluvioglazialem Sand oder mesozoischem Sandstein. In der osteuropäischen Schwarzerdezone tritt die Sandkomponente zwar in geringer Flächenausdehnung und weiter Streuung, jedoch bemerkenswert regelmäßig im Standortsmosaik auf (vgl. KELLER 1927, S. 210). Daß sie gelegentlich auch fehlen kann, bedarf keiner Erörterung. Auf den Sandflächen hat die postglaziale Dünenbildung vielfach steile, kleingewellte Geländeformen hinterlassen, deren Kuppen Aushagerungsstandorte hohen Grades tragen, die den Schwarzerdehügeln fehlen. Auch kommen über Sand sogar in der Waldsteppenzone oligotrophe Moore vor (KELLER 1927). Der Standortscharakter kann jedoch durch Zufuhr gelöster Stoffe auch in entgegengesetzter Richtung bis zur Bildung eutropher Sümpfe verändert werden. Zwei Profilskizzen, die den Aufbau dieses Standortmosaiks an zwei genetisch unterschiedlichen Beispielen zeigen, geben Abb. 1a und b.

In das vom Relief und Gesteinsuntergrund geformte Standortsmosaik fügen sich die Pflanzengesellschaften in fester Ordnung ein. Auf den schwachwelligen bis nahezu ebenen Wasserscheiden dehnen sich die Äcker mit ihren vielseitigen Anbaumöglichkeiten, denen die Unkräuter des Delphinietum als feste Bestandteile angehören. Die Ruderalstellen besiedelt das Onopordetum. Nur selten sind in dieser Landschaft intensivster Kultivierung Wälder und steppenähnliche Halbkulturrasen erhalten geblieben, an deren Resten trotzdem ein hoher Grad durchgehender Übereinstimmung erkennbar bleibt. In den feuchten, meist schmalen Mulden herrschen *Cirsium*-reiche Hochstaudenwiesen, unterbrochen durch Verlandungskomplexe mit Myriophyllo-Nupharetum, Scirpeto-Phragmitetum, Caricetum elatae, Mariscetum, Schoenetum nigricantis, Juncetum subnodulosi, Alnetum glutinosae, Molinietum und der halophilen *Agrostis alba-Juncus Gerardi*-Ass. Zum Komplex der Anreicherungsstandorte gehört auch das Querceto-Carpinetum corydaletosum. An steilen, der Kultivierung schwer zugänglichen Abhängen konnten sich Relikte des xerophilen Astragalo-Stipetum und der Quercetalia pubescentis erhalten.

Den mageren Sandboden beherrscht das Dicrano-Pinetum, den lehmigen Sand das Querco-Potentilletum. Beide stufen sich entsprechend der ökologischen Breite des Sandbodens zwischen dem Dicrano-Pinetum cladonietosum der dürrsten Dünenkämme bis zum „reichen" Querco-Potentilletum des anlehmigen Untergrundes noch mehrmals ab. Trockenrasen und Äcker haben geringe Flächen inne. Auf entblößtem Boden finden sich sekundäre Corynephorion-Fluren (*Koeleria glauca-Festuca psammophila*-Ass.) mit Steppenpflanzen. In vernäßten Mulden treten gelegentlich Sphagnion und Scheuchzerietum auf, wobei, dem trockenen Klima entsprechend, die Bulte spärlicher entwickelt sind als die Schlenkengesellschaften. Im Einflußbereich nährstoffreichen Wassers stehen

auch hier die Gesellschaften der eutrophen Verlandungsreihe. Zur Zusammenfassung vergleiche nochmals Tabelle 1.

Daß die Pflanzendecke ein geordnetes Gebilde ist, dessen Elemente ihre Plätze durch feste Kausalbeziehungen zugewiesen erhalten, bedeutet

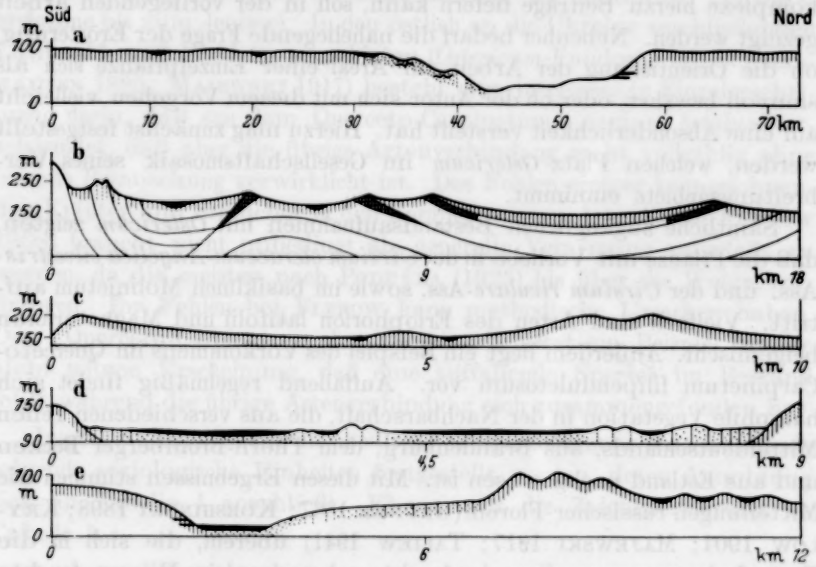


Abb. 1 a—e. Ausbildungsformen des behandelten Standortkomplexes. a Typische, vollständige Ausbildung im Bereich diluvialer, lehmiger Auflagerungen (Umgebung des Thorn-Bromberger Beckens, vgl. auch KELLER 1927, S. 210). — Flachwellige Hochflächen überwiegen. Geringe Ausdehnung der eutrophen Anreicherungsstandorte und xerothermen Standorte. Längs des Stromtales Sandstreifen mit stark bewegtem Relief. Eigentliches Stromtal hier nicht bearbeitet. — b Typische, vollständige Ausbildung im Bereich lößbedeckter mesozoischer Sedimente (nördliches Harzvorland, Profil zwischen Thale und Wegeleben). — Im ganzen dem vorigen ähnlich. Oligotrophe Standorte auf Sandsteindurchragungen, aus Reliefgründen vorwiegend trocken. So weit die Lößdecke reicht, auch auf Sandsteinhügeln eutrophe xerotherme Standorte (vgl. MEUSEL 1938, S. 303). c. Typische Ausbildungsform ohne oligotrophe Komponente über Keupermergel (Thüringer Becken, Profil zwischen Riethnordhausen und Sömmerda). Flächenausdehnung der feuchten Anreicherungsstandorte sehr gering. — d Spezielle Ausbildung mit sehr großer Ausdehnung der feuchten Anreicherungsstandorte im Urstromtal (Havelländisches Luch, nach WAHNSCHAFFE 1909, S. 217). Talsand beiderseits durch Geschiebemergel begrenzt, daher Eutrophierung mindestens in breiten Randgebieten des Tals. Offenbleiben muß, ob in der Talmitte nicht oligotrophe Standorte auftreten. — e Spezielle Ausbildung im Bereich einer Endmoräne (Finow-Tal östlich Eberswalde, Profil von der Barnim-Hochfläche in Richtung Parsteiner See). Annähernd ausgeglichene Flächenverteilung zwischen Grundmoräne, Endmoräne, Sander und Urstromtal. Kleinflächiger Standortwechsel im Bereich der End- und der kuppigen Grundmoräne. In den Senken der letzteren stellenweise oligotrophe Schwingrasen.

Eutrophe Standortsgruppe: 1. Ebene, normale Standorte. Geschiebemergel oder Löß mit Schwarzerde oder Braunerde, meist kalkreicher Untergrund. 2. Xerotherme Aushagerungsstandorte an Südhängen im Bereich von 1. 3. Feuchte Anreicherungsstandorte im Bereich von 1. Oligotrophe Standortsgruppe: 4. Diluvialer Sand im Untergrund. 5. Xerotherme Standorte auf Sand, ähnlich 2. 6. Oligotrophe Moore. 7. Anstehender Quadersandstein der Kreideformation. 8. Übergänge zwischen 1 und 4.

als allgemeine Formulierung und für viele Einzelheiten nichts Neues. Trotzdem erscheint es wünschenswert, das Vielerlei der Erscheinungen noch mehr als bisher in einer *einleuchtenden, großräumig gültigen Ordnung* zu sehen. Inwieweit die systematische Untersuchung der Gesellschaftskomplexe hierzu Beiträge liefern kann, soll in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden. Nebenher bedarf die naheliegende Frage der Erörterung, ob die Orientierung der Arbeit am Areal einer Einzelpflanze sich als sinnvoll bewährt, oder ob der Autor sich mit diesem Vorgehen vielleicht auf eine Absonderlichkeit versteift hat. Hierzu mag zunächst festgestellt werden, welchen Platz *Ostericum* im Gesellschaftsmosaik seines Verbreitungsgebiets einnimmt.

Sämtliche zugänglichen Bestandsaufnahmen mit *Ostericum* zeigten, daß die Pflanze mit Vorliebe in der *Cirsium oleraceum-Angelica silvestris*-Ass. und der *Cirsium rivulare*-Ass. sowie im basiklinen Molinietum auftritt. Vielfach sind Arten des Eriophorion latifolii und Magnocaricion beigemischt. Außerdem liegt ein Beispiel des Vorkommens im Querceto-Carpinetum filipenduletosum vor. Auffallend regelmäßig findet sich halophile Vegetation in der Nachbarschaft, die aus verschiedenen Teilen Mitteldeutschlands, aus Brandenburg, dem Thorn-Bromberger Becken und aus Estland nachgewiesen ist. Mit diesen Ergebnissen stimmen die Mitteilungen russischer Floren (GRUNER 1887; KORSHINSKI 1898; KRYLOW 1901; MAJEWSKI 1917; TALIEW 1941) überein, die sich in die Formel „humose, sumpfige oder feuchte, schwach salzige Wiesen, feuchte Gebüsche oder Bruchwälder im nördlichen Schwarzerdegebiet" zusammenfassen lassen. Dies bedeutet insgesamt, daß *Ostericum* die mäßig feuchten Anreicherungsstandorte innerhalb des für sein Areal bezeichnenden Standortmosaiks besiedelt, die nach den allgemeinen Vorstellungen über Anreicherungsstandorte nur als Produkte ihrer ganzen Umgebung verstanden werden können. Die Umgebung besteht aus dem zonalen Bodentyp der nördlichen Schwarzerde, dessen allgemein hoher Eutrophiegrad sich in den Mulden durch Bodeneinschwemmung, Wasseranreicherung und den spezifischen Grad schwacher Versalzung noch steigert. Eindrucksvoll wird die Häufung optimaler Standortseigenschaften im Bereich hierher gehörender Gesellschaften von KOCH (1926, S. 103) für das basiphile Molinietum, kürzer, jedoch ähnlich deutlich von DZIUBALTOWSKI (1915), TÜXEN (1937) und LOHMEYER (1943) für die *Cirsium oleraceum*- und *C. rivulare*-Wiesen geschildert. Indem sich zeigt, daß der engste Gegenstand, der hier behandelt wird: der Standort einer einzelnen Pflanzenart, die ökologischen Merkmale eines über tausende von Kilometern verbreiteten Standortmosaiks in höchster Steigerung zum Ausdruck bringt, wird offenkundig, daß die hier erblickte natürliche Ordnung sich innerhalb eines komplizierten Naturgebildes am Größten wie am Kleinsten wiederholt.

Der Komplex im östlichen Hauptteil der nördlichen Schwarzerdezone.

Übergangsgebiet in Mittelrußland.

Der Plan, das Gesellschaftsmosaik im Gesamtareal von *Ostericum* kennenzulernen, erfordert die Einbeziehung der nördlichen Schwarzerdezone bis zum Jenissei. In den östlich an die Ukraine anschließenden Laubwald- und Waldsteppengebieten (*Ostericum*-Fundorte vgl. SCHMALHAUSEN 1895; MAJEWSKI 1917) besteht eine interessante Einzelerscheinung darin, daß aus dem Querceto-Carpinetum *Carpinus betulus* verschwindet, daß aber die übrige Artenverbindung recht vollzählig ohne fremde Beimischung verwirklicht ist. Das Fehlen einiger kennzeichnender Kräuter und Sträucher in den herangezogenen Artenlisten (FLEROW 1908) braucht nicht unbedingt als generelle Verarmung aufgefaßt zu werden, da die meisten nach PODPĚRA (1925) bis über die Wolga vordringen. Ihr Fehlen bei FLEROW kann methodische Ursachen haben. Das „Querceto-Carpinetum ohne *Carpinus*" bietet ein Beispiel für die nicht seltene Erscheinung, daß eine auffallende Spezies im Bestand fehlt, während die übrige Artenverbindung sich zusammengefunden hat.

Insgesamt konnten für die nördliche Schwarzerdezone Mittelrußlands folgende soziologische Einheiten festgestellt werden, deren Anordnung sich an Tabelle 1 anschließt. Ebenso gilt die Zeichenerklärung zu Tabelle 1.

Pflanzengesellschaften.	*Abweichungen gegen Ukraine.*
++ Weizen-Gerste-Zuckerrübe	Zunahme des Sommerweizens
? Ackerunkrautgesellschaften	keine Quelle
Onopordion acanthii	spärliche Angaben
— Raps	fehlt
+ Kartoffel-Roggen-Hafer	Kartoffel wenig verbreitet. Nach Norden zunehmend
+ Querceto-Carpinetum typicum	ohne *Carpinus*
+ Querco-Potentilletum albae	schwache Beimischung östlicher Arten
+ Astragalo-Stipetum	„großrasige Stipa-Steppe", besonders im Süden verbreitet
Mesophile Rasen der Waldsteppe	hohe Ähnlichkeit mit entsprechenden Gesellschaften Mitteleuropas, durch östliche Arten bereichert
+ a) spontan in Lichtungen von Eichenwäldern	
+ b) anthropogen	
+ Myriophyllo-Nupharetum	*Nymphaea alba* durch *N. candida* ersetzt
+ Scirpeto-Phragmitetum	keine Abweichungen gefunden
? Eriophorion latifolii	keine Quelle
? Molinietum, basiphil	keine Quelle
+ *Agrostis alba* — *Juncus Gerardi*-Ass.	ähnliche vikariierende Gesellschaften mit östlichen Arten
Alnetum glutinosae	keine Abweichungen gefunden
+ Querceto-Carpinetum corydalet.	ohne *Carpinus*, mit östlichen Arten
+ Dicrano-Pinetum	kaum abweichend
+ Koeleria glauca—Festuca psammophila-Ass.	mit östlichen Arten

	Scheuchzerietum palustris	kaum abweichend
	Sphagnion medii	fragmentarisch
	Betuletum ledetosum	kaum abweichend
	Salicornietum herbaceae	im Süden
+	Hirse-Sonnenblume	
?	*Cirsium rivulare* — *C. canum*-Ass.	keine Quelle
+	Beckmannion eruciformis	wenig bekannt
	Mais	nur im Süden

In den westlichen Vergleichsgebieten fehlende Gesellschaften:

Im Süden verbreitet	
Stipa Lessingiana — Steppe	im Osten mit sibirischen Arten
Halostachyetalia	
Im Norden verbreitet	
Fichten-Laubmischwälder	
StaudenreicheArrhenatherion-Wiese mit *Phleum pratense* und *Alopecurus pratensis*	in nördlich-kontinentalen Gebieten vikariierende Gesellschaft der mitteleuropäischen Wiesen

Die Liste zeigt große Übereinstimmung mit dem für typisch erklärten Komplex (Tabelle 1) und läßt sich diesem als östliche Variante unterordnen, zu deren Merkmalen das Zunehmen des Sommerweizens, das Zurückgehen der Kartoffel und das Eindringen kontinentaler Arten gehört. Außerdem finden sich Gesellschaften südlicher Verbreitung ein, die erkennen lassen, daß die Vegetationszonen in Rußland nicht in WO-Richtung, sondern in SW-NO-Richtung verlaufen.

Die westsibirische Tiefebene einschließlich des westlichen Uralvorlandes.

Zwischen Wolga und Ural verarmt der Gesellschaftskomplex, der sich um das Querceto-Carpinetum typicum gruppiert. PODPĚRA (1925) zählt 29 charakteristische Arten des Querceto-Carpinetum, 10 Arten des Querco-Potentilletum und 12 Arten der Querceto-Fagetea einschließlich der Eiche auf, die am Ural haltmachen und von denen nur wenige in Mittelsibirien oder Ostasien ostwärts einer großen Verbreitungslücke wieder auftauchen (Arealkarten bei MEUSEL 1943). Da als Merkmal der Pflanzengesellschaften die gesamte Artenverbindung gilt, muß die Ostgrenze des Querceto-Carpinetum und des Querco-Potentilletum dort gezogen werden, wo diese vielen Arten haltmachen, nicht aber dort, wo die einzelne Baumart *Carpinus betulus* zurückbleibt (vgl. KNAPP 1942, Karte 26 und 33). Andererseits beginnt im gleichen Gebiet das geschlossene Areal vieler asiatischer Arten der Espen-Birkenwälder, die in Westsibirien die europäischen Eichenwälder ablösen (PODPĚRA 1925).

Eine Monographie der Umgebung von Tomsk (ROSHANETZ und ROSHANETZ-KUTSCHEROWSKA 1928) in Verbindung mit kurzen Berichten von NOWOPOKROWSKI (1928) und v. MIDDENDORF (1870) gestattet es, eine Vegetationsskizze Westsibiriens zu entwerfen, die trotz aller Un-

vollständigkeit einiges Wesentliche erkennen läßt. Zuerst fällt die hohe floristische Übereinstimmung mit Europa ins Auge, die sogar in Tomsk am äußersten NO-Ende der Schwarzerdezone besteht. Von 313 Arten, die ROSHANETZ aus Wäldern angibt, kommen 243 in Mitteleuropa vor. Bei den Mooren lauten die entsprechenden Zahlen 127 und 108. Demnach erscheint es nicht aussichtslos, Vergleiche mindestens im Bereich der höheren Gesellschaftseinheiten vorzunehmen.

Die umfangreiche, in 12 komplexe Vegetationstypen unterteilte Gesellschaftstabelle bei ROSHANETZ, die durch NOWOPOKROWSKI und v. MIDDENDORF im wesentlichen bestätigt, in einigen Punkten erweitert wird, läßt nach näherer Prüfung etwa 18 genauer definierte soziologische Klassen, Ordnungen, Verbände und Assoziationen in Westsibirien wiedererkennen, die gleichzeitig in der europäischen Schwarzerdezone verbreitet sind. Zu ihnen treten im weit nach Norden vorgeschobenen Tomsker Gebiet zusätzlich Artengruppen, die in Europa nur über Podsolboden vorkommen, z. B. Vaccinio-Piceetalia (Piceion septentrionale), Nardo-Callunetea und Alnetum incanae. Vom Ural an macht sich außerdem eine Artengruppe bemerkbar, die nach europäischen Maßstäben den nordisch-montanen Hochstaudengesellschaften (Betulo-Adenostyletea) zuzuordnen wäre. Sie enthält *Delphinium elatum*, *Crepis sibirica*, *Polemonium coeruleum*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium silvaticum*, *Aconitum*-Arten und viele andere hochwüchsige, breitblättrige Stauden. Ökologisch und pflanzengeographisch paßt zu ihnen das Vorkommen von *Pinus cembra* und anderen Taiga-Bäumen sowie einiger montaner Moosarten (PODPĚRA 1925).

Nur an wenigen Beispielen der oligotrophen Moore und Wälder läßt sich Identität zwischen westsibirischen und europäischen Assoziationen wahrscheinlich machen. Meist jedoch mischen sich in den Tomsker Pflanzengesellschaften vertraute und fremde Züge auf das mannigfaltigste. In den „trockenen Waldwiesen auf Löß" (ROSHANETZ und R.-K. 1928, S. 360ff., Sp. 12), einem extensiv genutzten Komplex, der sich den skandinavischen Laubwiesen oder den süddeutschen Haardten vergleichen läßt, dominieren Wiesenpflanzen, z. B. *Poa pratensis*, *Rumex acetosa*, *Trifolium pratense*, *Carum carvi* neben Brometalia-Arten wie *Koeleria gracilis*, *Filipendula hexapetala*, *Centaurea scabiosa*. Beigemischt sind einige Nardo-Callunetea-Arten und Ruderalpflanzen sowie einige wenige Querceto-Fageteа-Arten und Hochstauden. Außerdem kommt eine geringe Zahl nicht einzuordnender sibirischer Arten vor. In den „feuchten Wiesen und Grasmooren der Senken des Schwarzerdegebietes" (a. a. O. S. 360, Sp. 8) setzt sich die Vegetation wie folgt zusammen:

Molinietalia: 14 Arten, z. B. *Deschampsia caespitosa*, *Scirpus silvaticus*, *Polygonum bistorta*, *Caltha palustris*.

Phragmitetalia: 23 Arten, z. B. *Carex gracilis*, *Typha latifolia*, *Cicuta virosa*, *Rumex aquaticus*, *Sium latifolium*.

Alnetalia: 15 Arten, z. B. *Salix aurita*, *Alnus glutinosa*, *Ribes nigrum*, *Onoclea struthiopteris*, *Humulus lupulus*.

Bidentetea und Potentilletalia anserinae: 11 Arten, z. B. *Ranunculus sceleratus*, *Bidens tripartitus*, *B. radiatus*.

Caricetalia fuscae: 15 Arten, z. B. *Triglochin palustris*, *Epipactis palustris*, *Parnassia palustris*, *Ligularia sibirica*.

Fremde Arten: 17 Arten, z. B. *Calamagrostis Langsdorffii*, *Salix pyrolifolia* *Ribes pubescens*, *Caragana* spec. div.

Außerdem ist in Tabelle 2 versucht, das Verhältnis von Übereinstimmung und Abweichung für alle erkennbaren Gesellschaften der westsibirischen Schwarzerdezone kurz zusammenzufassen. Als Hauptergebnis darf gelten, daß sich in Westsibirien große, auch in Europa verbreitete Artengruppen mit spezifisch asiatischen Gruppen zu Gesellschaften kombinieren, deren soziologische Gemeinsamkeit mit europäischen Gesellschaften in der Regel größer ist als der Grad der Abweichung. Dieser Tatbestand dürfte am besten durch den Begriff des Vikariierens zu kennzeichnen sein, der einen hohen Grad bedeutungsvoller Übereinstimmung neben einer untergeordneten Selbständigkeit ausdrückt.

An der *räumlichen Ordnung* des Mosaiks bei Tomsk fällt eine Zweiteilung in ein Löß-Schwarzerdehügelland und ein ebenes Sand-Podsolgebiet auf. Im ersten stehen, geordnet nach Relief und Exposition, auf den Anhöhen mehrere Untergesellschaften des Espen-Birkenwaldes, der mit dem Querceto-Carpinetum vikariiert, neben Rasen vom Aussehen der europäischen Waldsteppe und Äckern. In den Mulden treten eutrophe Flachmoore, Bruchwälder, Molinietalia-Wiesen und Röhrichte hinzu. Im Sandgebiet berühren sich trockenes Dicrano-Pinetum, Caricetalia fuscae-Sümpfe und Hochmoorkomplexe mit Scheuchzerietum, Sphagnion medii und Betuletum ledetosum. Demnach zeichnet sich im Gesamtbild hohe Übereinstimmung mit dem entsprechenden Standortskomplex im europäischen Abschnitt der nördlichen Schwarzerdezone ab. Wesentliche Abweichungen bringt höchstens das Klima des weit nach Norden vorgeschobenen Tomsker Gebiets hervor, die sich in der Pflanzendecke am Vorkommen von Nadelgehölzen, an einer hohen Zahl nordischer Moorpflanzen und am Fehlen der Halophyten und südlichen Steppengesellschaften bekunden. Erst weiter im Süden, z. B. der Barabá bei Omsk (v. MIDDENDORF 1870) und im Ural-Vorland (NOWOPOKROWSKI 1928) treten die südlichen Komponenten im Pflanzenteppich hervor. Auch hier zeigt sich noch viel Übereinstimmendes mit entsprechenden europäischen Gesellschaften, obwohl östliche Arten stark zunehmen und auf die Nähe des asiatischen Entstehungszentrums der Steppen und Salzgesellschaften hinweisen (KELLER 1926).

Eingehende Behandlung wird eine weitere Untergliederung der westsibirischen Vegetation vornehmen müssen. Ungeachtet solcher Ergänzungsbedürftigkeit erlangt aber schon jetzt die Behauptung Wahrscheinlichkeit, daß in der nördlichen Schwarzerdezone Westsibiriens ein Gesellschaftskomplex verbreitet ist, der nach räumlicher und ökologischer Struktur dem entsprechenden europäischen Komplex ähnelt, der sich jedoch aus vikariierenden Gesellschaften zusammensetzt, in denen Gemeinsamkeiten und Abweichungen gegenüber europäischen Gesellschaften vermischt sind. Der Übergang zwischen beiden Komplexen erfolgt verhältnismäßig diskontinuierlich im westlichen Ural-Vorland.

Tabelle 2. *Floristisch-soziologische Übereinstimmung und Gegensätzlichkeit einiger in der nördlichen Schwarzerdezone gegenseitig vikariierender Pflanzengesellschaften.* Zuoberst stehen jeweils die verbindenden, darunter die trennenden Artengruppen.

Osteuropa	Westsibirien
Mesophile eutrophe Laubmischwälder	
16[1] Char.-Arten der Querceto-Fagetea 10 Char.-Arten des Fragarion vescae	
Querceto-Carpinetum typicum	*Mesoph. Betula — Populus trem.-Wälder* 20 Char.-Arten d. Betulo-Adenostyletea 10 Char.-Arten d. Vaccinio-Piceetalia 21 fremde asiatische Arten
Thermophile eutrophe Laubmischwälder	
33 { Char.-Arten der Quercetalia pubescentis Char.-Arten der Festuco-Brometea	
Querco-Potentilletum albae	*Therm. Betula — Populus trem.-Wälder* 8 fremde asiatische Arten
Hygrophile eutrophe Laubmischwälder	
15 Char.-Arten der Alnetalia glutinosae u. Populetalia albae 6 Char.-Arten der Querceto-Fagetea	
Alnetum glutinosae *Qu.-Carp. filipenduletosum*	*Vikariierende sibir. Alnetalia-Ges.* 21 Char.-Arten d. Betulo-Adenostyletea 15 fremde asiatische Arten
Anthropogene Waldlichtungen der Waldsteppe	
36 Char.-Arten der Festuco-Brometea u. Quercetalia pubescentis 24 Char.-Arten der Molinio-Arrhenatheretea	
Mesophile, anthropogene Festucion valesiacae-Ges.	*Vik. sibir. Waldsteppen-Ges.* 12 Char.-Arten d. Nardo-Callunetea 8 fremde asiatische Arten
Überschwemmungswiesen auf Aulehm	
26 Char.-Arten der Molinio-Arrhenatheretea 4 Char.-Arten der Molinietalia 7 Char.-Arten des Molinion 26 Char.-Arten der Festuco-Brometea 22 Ruderalpflanzen	
Trockenes Molinietum, flußbegleitende Ruderalgesellschaften	*Vik. sibir. Wiesengesellschaft* 16 Char.-Arten d. Betulo-Adenostyletea 22 fremde asiatische Arten
Eutrophe Flachmoore	
23 Char.-Arten des Phragmition und Magnocaricion 15 Char.-Arten der Alnetalia glutinosae 14 Char.-Arten der Molinietalia 11 Char.-Arten der Bidentetea u. Potentilletalia anserinae	
Europ. Flachmoorgesellschaften	*Vik. sibir. Flachmoorgesellschaften* 17 fremde asiatische Arten

[1] Artenzahlen nach Roshanetz u. R.-Kutscherowska 1928, S. 360ff.

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

Osteuropa	Westsibirien
Trockene oligotrophe Wälder	
28 Char.-Arten des Dicrano-Pinetum u. der Vaccinio-Piceetalia 15 Char.-Arten der Festuco-Brometea	
Dicrano-Pinetum	*Vik. sibir. Dicrano-Pinetum* 6 fremde asiatische Arten
Oligotrophe Moore und Moorwälder	
13 Char.-Arten des Sphagnion medii 11 Char.-Arten der Scheuchzerietalia 16 Char.-Arten der Scheuchzerio-Caricetea fuscae 13 Char.-Arten des Betuletum ledetosum u. sonstiger Moorwälder	
Komplex der europäischen Landklima-Hochmoore	*Vik. sibir. Hochmoorkomplex* 12 nordische Arten innerhalb der obengenannten 1 fremde asiatische Art
Großrasige Horstgras-Steppen	
Dominierende Gräser: Stipa capillata, Festuca sulcata, Koeleria gracilis u. a.	
Astragalo-Stipetum	*Vik. sibir. Stipa-Steppen* Viele fremde asiatische Arten
Halophyten-Gesellschaften	
Char.-Arten der Puccinellio-Salicornietea	
Iuncion Gerardi, Thero-Salicornion	*Vik. sibir. Gesellschaften* Char.-Arten der Halostachyetalia
Ackerfrüchte	
Roggen- und Haferbau Weizenbau	
Winter- neben Sommerweizen	*Nur Sommerweizen* Spelzweizen

In Mittelrußland zeigen sich wohl schon gewisse östliche Einflüsse, doch besteht hier, wie im vorangegangenen Kapitel gezeigt wurde, noch Übereinstimmung mit dem Gesellschaftsmosaik der Ukraine.

Zur Ökologie der westsibirischen Tiefebene.

Die Ablösung westlicher Pflanzengesellschaften im Ural-Vorland kann nicht mit sprunghaftem Wechseln ökologischer Bedingungen erklärt werden. Der klimatische Bodentyp überschreitet diese Vegetationsgrenze, ohne sich wesentlich zu verändern, und der Kontinentalitätsgrad steigert sich hier wie überall in Rußland gleitend. Ebensowenig läßt sich eine Beziehung zur orographischen Scheidelinie erkennen, da nach PODPĚRA (1925) viele Arten von Westen nach Osten her den Uralkamm um ein Geringes überschreiten und erst dahinter in der Ebene haltmachen. Eine Erklärung, die zunächst nur für die Eiche gilt, hat GORDJAGIN (zit. bei KELLER 1930, S. 15) gegeben. Diesem Baum wird in Sibirien ein Defizit der Wasserbilanz verderblich, weil niedere Boden-

temperaturen die Wasseraufnahme herabsetzen, während die Verdunstung in der trockenen, stark bewegten Luft auch im Winter hoch ist. Es könnte vermutet werden, daß auch für zahlreiche andere Pflanzen gerade hier die Temperaturkontraste einen entscheidenden Grenzwert erreichen.

Die mit dem Lauf des Jenissei zusammenfallende Ostgrenze des *Ostericum*-Areals, die nach dem Plan der Arbeit angibt, wieweit das Vegetationsmosaik untersucht werden soll, läßt sich leicht als ökologische Grenze ersten Ranges erkennen. Hier endet die rund 4500 km lange geschlossene Schwarzerdezone, hier beginnt das Herrschaftsgebiet des Dauerfrostbodens (Schostakowitsch 1927), sinken die Jahresniederschläge sprunghaft um etwa 100 mm (Leimbach 1950, S. 72), steigt die Meereshöhe von der Größenordnung 100 m bis zu Höhen von 1000 m und mehr im mittelsibirischen Tafelland östlich des Jenissei. Auch im Gesteinsuntergrund bestehen Gegensätze. Glinka (1914) verzeichnet westlich des Jenissei „weiche Muttergesteine", d. h. Geschiebeton, Löß, lößartigen Lehm, Sand, während östlich „vorwiegend harte Gesteine", vor allem paläozoische Sedimente und kristalline Schiefer auftreten, denen über große Strecken junge Anschwemmungen fehlen (vgl. Anger 1937, S. 131).

Ausstrahlungen in die Randgebiete des Areals.

Ausstrahlungen nach Nordwesten.

Von der Schwarzerdeinsel Kujawiens ziehen sich *Ostericum*-Fundorte über das Netzetal, die Neumark, die Uckermark nach NW bis ins mecklenburgisch-pommersche Grenztal (Garcke 1922). Diese Gebiete liegen weit außerhalb der Schwarzerdezone im Herrschaftsbereich der mitteleuropäischen Braunerde, die subatlantischem Großklima zugeordnet ist. Im einzelnen entsteht durch das Zusammentreffen der diluvialen Hauptbildungen Grundmoräne, Endmoräne, Sander und Urstromtal ein gegensatzreicheres Standortsmosaik als in der Schwarzerdezone. In allen behandelten Teilgebieten nimmt allerdings der kalk- und tonreiche, fruchtbare Geschiebemergel, auf dem sich der klimatische Bodentyp am reinsten und stabilsten einstellt, große Flächen ein. Doch bringt selbst im Bereich des Geschiebemergels die kleinkuppige Oberfläche auf engem Raum starke Gegensätze zustande, da die Bodenauswaschung an freigelegenen, erhöhten Stellen rein sandige Standorte hinterläßt und das Wasser sich in den zahllosen, oft sehr kleinen abflußlosen Vertiefungen zu „Pfuhlen" oder Sümpfen sammelt. Ruhigeren Aufbau haben die Sander, die meist schwach modellierte Ebenen bilden. Ihre Standortsgegensätze werden vor allem durch wechselnden Tongehalt im Sand hervorgebracht. Auf der Sohle der Urstromtäler bildet

Flachmoortorf den bezeichnenden Bodentyp. Die hohen Steilufer dieser Täler lassen an den Unterhängen häufig kalkhaltiges Wasser zutage treten, während ihre Oberhänge xerophile Pflanzengesellschaften tragen können. Inwiefern die Endmoränen Sonderstandorte tragen, wurde nicht geprüft. Ein Schema des Standortmosaiks gibt Abb. 1e. Sie zeigt Parallelität mit dem Mosaik des nördlichen Schwarzerdekomplexes, läßt aber untergeordnete, durch das bewegte Relief und den wechselnden Untergrund geschaffene Abweichungen in der Flächenverteilung erkennen.

An der Pflanzendecke (Tabelle 3) fällt als erstes die weite Verbreitung des „Baltischen Buchenwaldes" oder „Frischen Buchen-Mischwaldes" im Bereich der End- und Grundmoräne ins Auge. Dieser Wald, der vom soziologischen System als eine dem Fagetum genäherte Subassoziation des Querceto-Carpinetum aufgefaßt wird (Querceto-Carpinetum elymetosum, TÜXEN 1937) vertritt das Querceto-Carpinetum typicum, das sich nicht nachweisen läßt. Die Übereinstimmung der gesamten Artenverbindung mit dem Quercetum-Carpinetum typicum ist hoch, doch fehlen thermophile Pflanzen, während die Zahl der Fagion-Arten zunimmt, von denen *Fagus silvatica* viele Holzgewächse des Querceto-Carpinetum typicum verdrängt. Parallele Beispiele vikariierender Gesellschaften finden sich im Vorherrschen der Artemisietalia und des Agrostidion spicae venti, von denen Onopordion und Delphinietum vertreten werden. Auch die Ausbreitung des Kartoffel-Roggen-Haferbaues auf Kosten des Weizens und anderer anspruchsvoller Ackerfrüchte, die Kultur der Lupine sowie das Auftreten nordischer Flachmoorpflanzen in Mecklenburg (WALDENBURG 1934) gehört in diesen Zusammenhang.

Im Bereich der feuchten Anreicherungsstandorte zeigt Tabelle 3, Abs. 1b, geringere Abweichungen vom typischen Komplex. Vermerkt sei die Seltenheit der halophilen Wiesen und des Querceto-Carpinetum corydaletosum, an dessen Stelle Querceto-Carpinetum stachyetosum und filipenduletosum sich ausbreiten. Insgesamt fällt die große Ausdehnung der eutrophen Verlandungsgesellschaften ins Auge. Außerdem gewinnen die oligotrophen Gesellschaften an Fläche, wobei sich bei Dicrano-Pinetum und Betuletum ledetosum ein klimatisch erklärbares Ausklingen nach Westen zeigt. Die *Cirsium oleraceum-Angelica silvestris*-Ass. ist an die Stelle der *Cirsium rivulare*-Ass. getreten. An der Grenze der Existenzfähigkeit steht die Gruppe thermophiler und halophiler Gesellschaften in Tabelle 3, Abs. 2. Sie strahlen in Fragmenten aus ihrem Hauptverbreitungsgebiet ein. Einige sind östlich der Oder nicht allzu selten, sie prägen aber dem Komplex ihren Stempel nur in wenigen Fällen auf und verlieren sich nach Westen. Am Schluß der Tabelle finden sich einige in Westeuropa verbreitete Gesellschaften, von denen anzunehmen ist, daß sie in den behandelten Gebieten vorkommen, ohne größere Bedeutung zu erlangen.

Tabelle 3. *Das Gesellschaftsinventar des veränderten Komplexes im nordwestlichen Grenzgebiet seiner Verbreitung.*

	Mecklenburg (Pommersches Grenztal)	Nördliche Uckermark	Südliche Uckermark	Neumark (Plönetal)	Grenzmark (Netzetal)
1. Grundbestand an Pflanzengesellschaften.					
a) vik.[1] Querceto-Carpinetum elymetosum	++	++	++	++	++
vik.[2] Agrostidion spicae venti	++	++	++	++	++
vik.[3] Artemisietalia	+	+	+	+	+
++ Roggen-Hafer-Kartoffel	++	++	++	++	++
— Weizen-Gerste-Zuckerrübe	+	+	+	+	+
— Luzerne-Raps	+	+	+	+	+
b) + Myriophyllo-Nupharetum	+	+	+	+	+
+ Scirpeto-Phragmitetum	+	+	+	+	+
+ Caricetum elatae	+	+	+	+	+
+ Eriophorion latifolii	+	+	|	|	|
+ Molinietum, basiklin	+	+	+	+	+
+ Alnetum glutinosae	++	+	+	+	+
c) vik.[4] *Cirs. ol.* — *Angel. silv.*-Ass.	+	+	+	+	+
+ Qu.-Carp. stachyet., filipendul.	+	+	+	+	+
+ Scheuchzerietum palustris	|	+	+	+	|
+ Caricion canescentis-fuscae	+	+	+	+	+
+ Sphagnion medii	|	|	|	|	|
+ Betuletum ledetosum	?	+	+	+	+
+ Dicrano-Pinetum	?	?	++	+	++
2. Abgeschwächte Einstrahlungen aus dem typischen Komplex.					
— Querco-Potentilletum albae		|	|	|	+
— Festucion valesiacae, mesoph.		|	|	|	|
— Onopordetum	|	|		|	
— Astragalo-Stipetum			|	|	|
— *Agrostis alba* — *Junc. Ger.*-Ass.	|			|	
— Querceto-Carp. corydaletosum				|	
— Delphinietum		|			
— Salicornietum herbaceae	|				
— *Koeleria glauca* — *F. psamm.*-Ass.			|	+	+
3. Abgeschwächte Einstrahlungen aus westlichen Komplexen.					
+ Lupine	+	+	+	+	+
vik[5]. Corynephoretum typicum	|	|	+	|	
vik[6]. Mesobrometum	|	|			
+ Arrhenatheretum elatioris		>			

Erklärung der Zeichen vor den Gesellschaftsnamen:

vik.: Ges., die im Bereich d. Tab. 3 eine Ges. d. typischen Komplexes ersetzt. [1] vik. m. Querceto-Carpinetum typ.; [2] vik. m. Delphinietum; [3] vik. m. Onopordetum; [4] vik. m. Cirsium rivulare-Ass.; [5] vik. m. *Koeleria glauca* — *Festuca psamm.*-Ass.; [6] vik. m. Festucion valesiacae. + u. — Ges. d. typischen Komplexes, die i. d. nordwestl. Grenzgebieten an Ausdehnung gewinnen bzw. verlieren.

Demnach kann der Gesellschaftskomplex am NW-Rand des *Ostericum*-Areals gegenüber dem typischen Komplex im Verbreitungszentrum der Pflanze zunächst durch qualitative Abweichungen gekennzeichnet werden, die darin liegen, daß einige typische, vorherrschende Gesellschaften der nördlichen Schwarzerdezone durch solche des Braunerdegebietes ersetzt sind. Daneben besteht jedoch gleichzeitig ein hoher Grad qualitativer Übereinstimmung, da die eutrophen Verlandungsgesellschaften und die ganze oligotrophe Gruppe reich vertreten sind und auch die thermophile Gruppe nicht ganz fehlt. Alle Wahrnehmungen stehen in Einklang mit der von Westen nach Osten zunehmenden klimatischen Durchfeuchtung und abnehmenden Kontinentalität sowie mit der größeren Verbreitung des Sandbodens.

Zum Schluß sei das Verhalten der atlantischen Vegetation gegenüber dem Komplex im nordwestlichen Grenzgebiet des *Ostericum*-Areals gestreift. Nach E. H. L. KRAUSE (1884) nimmt der Frische Buchenmischwald im Westen Mecklenburgs die Gestalt einer subatlantischen *Ilex*-Variante an. Der westlichste *Ostericum*-Fundort (pommersches Grenztal, GARCKE 1922) liegt jedoch außerhalb des *Ilex*-Areals. Auch *Hypericum pulchrum, Galium saxatile, Ulex europaeus* und *Genista anglica* machen westlich der Arealgrenze von *Ostericum* halt. Ebensowenig finden sich Hinweise auf das Vorkommen von Ericetum tetralicis, Cicendietum und Litorellion, die wenige Kilometer weiter im Westen auftreten (JAAP 1896; WARNSTORFF 1900).

Das Verhältnis des abgewandelten Komplexes im nordwestlichen Randgebiet zum Typus kann am besten durch die Vorstellung einer *parallelen Verschiebung* gekennzeichnet werden. *Verschoben* ist er aus der Schwarzerdezone in die Braunerdezone, aus dem Bereich des Querceto-Carpinetum typicum und seiner Ersatzgesellschaften in den des Querceto-Carpinetum elymetosum. Die *Parallelität* kommt zunächst beim Vergleich der Standortsmosaike zum Ausdruck, die erhebliche Übereinstimmung zeigen (Abb. 1a und e). Sie ergibt sich weiter daraus, daß der Komplex des Querceto-Carpinetum elymetosum, in dem die anspruchsvolle *Fagus silvatica* vorherrscht, hoch eutroph ist. Dagegen könnte nicht mehr von einer Parallelität gesprochen werden, wenn *Ostericum* nach Nordwesten etwa in den Herrschaftsbereich des azidiphilen, oligotrophen Quercion roboris-sessiliflorae eingedrungen wäre. Die Frage endlich, *wie weit* die Verschiebung gegangen ist, wird durch die hohe Zahl der Gesellschaften beantwortet, die der typischen und der abgewandelten Form des Komplexes gemeinsam sind. Ebenfalls ist von Belang, daß atlantische Gesellschaften westlich der hier behandelten Gebiete haltmachen. Demnach hat die Verschiebung die unmittelbaren Verbindungen mit dem typischen Komplex nicht beseitigen können und es erscheint gerechtfertigt, in den nordwestlichen Teilgebieten des

Ostericum-Areals trotz aller Abweichungen noch immer eine *Abwandlungsform des typischen Komplexes* zu erblicken. Diese Vorstellung wird durch die Grenzziehung zwischen dem „subsarmatischen" und dem „nordatlantischen" Bezirk Deutschlands bestätigt (Werth 1927).

Zu bemerken bleibt, daß durch die vorgetragene Auffassung das Gebiet des Querceto-Carpinetum elymetosum, das auf der Jungmoräne bis nach Dänemark reicht, eine Unterteilung in eine subkontinentale Ost- und eine atlantische Westhälfte erfährt. Beide Hälften endgültig voneinander abzugrenzen, erfordert noch die Untersuchung des westlichen Teils. Im Zusammenhang der vorliegenden Arbeit genügt es, festzustellen, daß der Komplex der nördlichen Schwarzerdezone mit letzten, stark abgewandelten Ausläufern noch ein Stück in den Bereich des Frischen Buchenmischwaldes auf Braunerde im Jungmoränengebiet hineinreicht.

Ausstrahlungen nach Norden und Nordosten.

Im nordöstlichen Grenzsaum des *Ostericum*-Areals, der von Ostpreußen (Garcke 1922) über Mittel-Estland (Lippmaa und Eichwald 1936), den Ilmensee (Bachtejew 1915), das Moskauer Gebiet (Majewski 1917) bis in die Gouv. Kasan, Ufa und Perm (Korshinski 1898) verfolgt wurde, wandelt sich das Vegetationsmosaik prinzipiell in gleicher Form ab wie in den nordwestlichen Randgebieten (Pflanzengesellschaften vgl. Tabelle 4). Nur wird die Verschiebung hier durch das kalt-kontinentale Klima gelenkt, dem als zonaler Bodentyp der „graue Waldboden" zugehört. Die Waldgesellschaft, die mit dem Querceto-Carpinetum typicum vikariiert, ist ein Fichten-Laubmischwald aus der Klasse Querceto-Fagetea (prov. nach einem Vorschlag der ZfV Stolzenau, als Querceto-Piceetum bezeichnet), in dem die Kräuter des nährstoffreichen Mullbodens höhere Mengenanteile erreichen als die Podsolbewohner, die durch Klima und Nadelholzbeimischung gegenüber dem Querceto-Carpinetum typicum immerhin gefördert sind. Fichtenmischwald läßt sich im Bereich der nördlichsten *Ostericum*-Standorte von Ostpreußen bis zum Ural nachweisen. Im Voruralgebiet ist er mit sibirischen Nadelhölzern durchsetzt, in Ostpreußen berührt er gerade noch das Areal von *Fagus*.

Das Querceto-Piceetum besiedelt fruchtbaren Boden der Grundmoräne und ist auf weiten Flächen gerodet (Steffen 1931, S. 5 für Ostpreußen; Lippmaa 1935 für Mittel-Estland). Klima und extensive Nutzung lassen allerdings, besonders in Rußland, für Wald und Grünland relativ mehr Raum als im Gebiet des Querceto-Carpinetum typicum. Aus dem Verbreitungsgebiet des Querceto-Piceetum sind zwei bezeichnende Ersatzgesellschaften bekannt. Auf Kahlschlägen bildet *Alnus incana* ein vergängliches Pionierstadium, das in wenigen Jahrzehnten von der Fichte verdrängt wird (E. K. Kalela 1936). Dauernde übermäßige

Tabelle 4. *Das Gesellschaftsinventar des veränderten Komplexes im nordöstlichen Grenzgebiet seiner Verbreitung.*

	Ostpreußen (Pregeltal)	Mittelestland (Dorpat)	Ilmensee-gebiet	Gebiet von Moskau	Voruralgebiet
1. Grundbestand an Pflanzengesellschaften.					
vik.[1] Querceto-Piceetum	++	++	++	++	++
Alnus inc. — Pionierstad. d. vor.	+	+	+	+	+
+ Roggen-Hafer	++	++	++	++	++
+ Kartoffel	++	++	|	+	|
— Weizen-Gerste	+	|	|	|	+
vik.[2] Delphinium — Bromus sec.-Ass.	+	+	+	+	?
vik.[3] Artemisietalia	+	+	+	+	?
+[4] Myriophyllo-Nupharetum	+	+	+	+	+
+[4] Scirpeto-Phragmitetum	+	+	+	+	+
+ Magnocaricion	+	+	+	+	+
+[4] Alnetum glutinosae	+	+	+	+	+
vik.[5] Cirs. ol.-Angel. silv.-Ass.	+	+	+	+	+
vik.[6] Alnetum incanae	+	+	+	+	+
+ Scheuchzerietum palustris	+	|	+	+	+
+ Caricion canesc.-fuscae	+	+	+	++	+
+ Sphagnion medii	+	|	+	+	+
+ Betuletum ledetosum	+	|	+	+	+
+ Dicrano-Pinetum	+	|	+	+	+
Nardo — Callunetea	+	+	+	+	+
2. Abgeschwächte Einstrahlungen aus dem typischen Komplex.					
— Querco-Potentilletum albae	|	|	|	|	|
— Festucion valesiacae, mesoph.	|	|	|	|	|
— Koeleria glauca-Fest. psamm.-Ass.	|	?	?		|
3. Kulturpflanzen und Gesellschaften beschränkter Verbreitung.					
„Seeklimatyp" der Hochmoore	+				
Zuckerrübe-Raps	|				
[7] Molinietum, basiphil	+	?	?	?	?
[7] Eriophorion latifolii	?	+	?	?	?
Betula-Populus trem.-Wälder		?	+	+	++
Sommerweizen		|	+	+	+
Betulo — Adenostyletea					+
„Spelzweizen"					+
Hirse				|	|
[8] Litorellion				|	

Zeichenerklärung wie Tabelle 3.

[1] vik. m. Querceto-Carpinetum typicum; [2] vik. m. Delphinietum; [3] vik. m. Onopordion; [4] mit nord.-kontin. Arten, z. B. Nymphaea candida, Scolochloa festucacea, Nardosmia frigida; [5] vik. m. Cirs. rivul.-Ass., zum Teil mit C. heterophyllum; [6] vik. m. Querc.-Carp. filipenduletosum; [7] a. d. östl. Teilgebieten keine Quellen, Verschwinden wahrscheinlich; [8] spärlich aus Norden einstrahlend.

Holznutzung oder Beweidung dagegen läßt eine bleibende Degradationsstufe mit *Betula* und *Populus tremula* entstehen. Als Ackerfrüchte herrschen Roggen und Hafer. Die Kartoffel weicht im Osten der zunehmen-

den Kontinentalität. Weizen fehlt nicht ganz, ist jedoch wenig verbreitet. Die Unkrautgesellschaften gehören, wenigstens bis Mittelrußland, von wo ab Literaturquellen fehlen, dem Agrostidion (*Delphinium consolida-Bromus secalinus*-Ass., nicht identisch mit dem Delphinietum der Tabelle 1) und den Artemisietalia an (Tüxen 1950b).

Im Bereich der eutrophen Anreicherungsstandorte und des oligotrophen Untergrundes zeigt sich wie im Nordwesten grundsätzliche *qualitative* Übereinstimmung mit dem Komplex im Zentrum des *Ostericum*-Areals. Abweichungen in Einzelheiten liegen in der Häufigkeit nordisch-kontinentaler Arten, die geographische Gesellschaftsvarianten erwarten lassen. Neu treten die Nardo-Callunetea und das Alnetum incanae, seltener das Litorellion auf. Außerdem fällt die große Ausdehnung der hygrophilen und azidiphilen Gesellschaften im Vergleich zur Schwarzerdezone auf. Halophile Vegetation ist selten und die thermophile fragmentarisch ausgebildet. Doch läßt sich letztere in allen Teilgebieten nachweisen, wodurch eine deutliche, wenn auch schwache Verbindung zum typischen Komplex zustande kommt. Zum Schluß zeigt Tabelle 4 eine Differenzierung in WO-Richtung, die angesichts der Längenausdehnung nicht überrascht.

Demnach läßt sich für die nördlichen und nordöstlichen Randgebiete eine besondere Ausprägungsform des hier behandelten Komplexes erkennen, die mit der Lage im Bereich des kalt-kontinentalen Klimas und des grauen Waldbodens leicht in Beziehung gebracht werden kann. Tabelle 4 zeigt die prinzipielle Übereinstimmung im großen, die zahlreichen quantitativen Abweichungen im einzelnen sowie das Auftreten vikariierender Gesellschaften nördlich-kontinentaler Verbreitungstendenz.

Ausstrahlungen in die südosteuropäischen Gebirge.

In den Bereich hoher Gebirge dringt *Ostericum* an einigen verstreuten Fundorten vor, die vom nördlichen Karpathenfuß über die südwestlichen Randgebirge Siebenbürgens bis ins Hochland von Montenegro reichen (Krakau, Lemberg, Czernowitz: Knapp 1872; Fogarasch, Kronstadt: Fuss 1850; Seklertal: Soó 1940a; Kolašin in Montenegro: Rohlena 1942). Im Süden, wo Mais- und Weinkulturen ebenso ins Blickfeld treten wie alpine Matten, kann sich das untersuchte Gesellschaftsmosaik weder rein bewahren, noch unterliegt es einer einfachen Veränderung wie im Norden. Vielmehr ändert es sich schrittweise, läßt integrierende Bestandteile zurück, nimmt neue auf und gerät zuletzt in einen Zustand, der mit dem ursprünglichen fast nichts mehr gemeinsam hat. Dennoch läßt sich eine geradlinige Beziehung auch zwischen diesen Teilgebieten finden, da an ihnen eine einzige Abwandlungstendenz wirksam wird, die sich von schwachen Anfängen bis zur höchsten Konsequenz steigert. Bei Krakau

und Lemberg dringen *Fagus silvatica* und eine kleine Zahl montaner Gesellschaften in den typischen Komplex ein, der hier noch die Mehrzahl seiner charakteristischen Gesellschaften vereint, und verändern ihn um ein geringes (KOZLOWSKA 1927, SZAFER 1930). In den tiefen Lagen der Bukowina und der siebenbürgischen Randgebirge setzt sich dieser Vorgang in mäßiger Stärke fort. Insbesondere gewinnt das Fagetum an Ausdehnung. Hier tritt in Gestalt des Maisbaues auch eine südliche Komponente hinzu. Im Seklertal erreichen die montanen Elemente zum ersten Male das Übergewicht. Außerdem geraten in diesem südlichen Gebiet die für den Komplex typischen Moore und Moorwiesen an die Grenze der Existenzfähigkeit. Im Bereich des montenegrinischen *Ostericum*-Fundortes hat das Fagetum, wahrscheinlich durchsetzt von herabsteigenden alpinen Felsgesellschaften, die absolute Alleinherrschaft inne. Hier sind nicht nur alle kontinental-xerophilen Gesellschaften, sondern auch die Verlandungsgesellschaften und Moore verschwunden. Dieser montane Komplex kann daher mit der nördlichen Schwarzerdezone in keine unmittelbare Beziehung gebracht werden. Wohl aber vermittelt die Reihe der Teilgebiete zwischen Galizien und Montenegro einen Eindruck von den aufeinanderfolgenden Verschiebungen innerhalb des Gesellschaftsinventars, die beim Übergang aus dem Verbreitungszentrum eines Komplexes bis an seine Grenzen und darüber hinaus auftreten.

Ausstrahlungen nach Südosten in das Gebiet des kastanienfarbigen Steppenbodens.

Am *Ostericum*-Fundort im Bereich der Abakansteppe bei Minussinsk am Jenissei (KRYLOW 1901) verzahnt sich die Schwarzerdezone mit südlichen Steppen und zentralasiatischen Gebirgen, die diametrale Gegensätze zur europäischen Fagetum-Stufe bilden. Die Jahresniederschläge betragen etwa 300 mm, die mittlere Jahrestemperatur liegt bei $+1{,}4^{0}$, die Temperaturgegensätze sind groß (REVERDATTO 1928). Die Nähe Zentralsibiriens meldet sich durch Inseln von Dauerfrostboden an (SCHOSTAKOWITSCH 1927, S. 399). Als Bodentyp herrscht kastanienfarbener Steppenboden im Komplex mit säulenförmig strukturiertem Salzboden. Die Klimazonierung der steilen Randgebirge bringt Bodentypen, die in der Ebene einander erst auf Hunderten von Kilometern in NS-Richtung ablösen, in nächste Nachbarschaft. Über dem hellkastanienfarbigen Boden der Ebene folgt der gleiche Typ in dunkler Ausprägung, darüber Schwarzerde und endlich Waldboden.

Die verbreitetste Pflanzenformation der Tieflagen ist die offene *südliche* Horstgrassteppe (REVERDATTO 1927, 1928), die in keinem anderen Teilgebiet angetroffen wurde. Eingestreut sind *Artemisia*-Halbwüsten und kleine Inseln echter „Bergwüsten" (REVERDATTO 1927). In den

Senken stuft sich reich entwickelte Halophytenvegetation mit Flachmoorwiesen, trockenen Salzwiesen, *Artemisia maritima*- und *Lasiagrostis splendens*-Beständen übereinander, deren floristische Zusammensetzung nicht ausreichend beschrieben ist. Doch deuten *Hordeum secalinum*, *Atropis distans*, *Glaux maritima* und *Scirpus pauciflorus* eine Ähnlichkeit mit europäischen Juncion Gerardi-Wiesen an. Auf nichtversalztem Boden finden sich auch ertragreiche Heuwiesen, aus denen REVERDATTO (1928) die angesichts der Umgebung und geographischen Lage überraschende Artengruppe *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis*, *Poa palustris*, *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus acer*, *Ranunculus repens* und zahlreiche weitere Molinio-Arrhenatheretea-Arten anführt. Regelmäßig treten Hochstauden, z. B. *Lilium martagon*, *Veratrum album* und *Aconitum barbatum* in den Wiesen auf.

Oberhalb des Steppen-Halophyten-Komplexes folgt an den Nordhängen der Randgebirge ein Waldsteppengürtel mit *Betula-Populus tremula*-Hainen und mesophilen, krautreichen Rasen, deren Ähnlichkeit mit entsprechenden Gesellschaften bei Tomsk (ROSHANETZ 1928) ins Auge fällt. In REVERDATTOs Listen finden sich, obwohl sie wahrscheinlich unvollständig sind, nicht weniger als 24 montane Hochstauden, 12 Angehörige der Molinio-Arrhenatheretea sowie 28 der Quercetalia pubescentis und Festuco-Brometea, die in der ganzen Waldsteppenzone verbreitet sind. Namen wie *Rubus saxatilis*, *Pulmonaria officinalis*, *Libanotis montana*, *Geranium pratense*, *Polygonum bistorta*, *Galium boreale*, *Anemone silvestris*, *Scabiosa ochroleuca* und viele andere bestärken auch für dieses etwa 5000 km von Mitteleuropa entfernte Gebiet die Vorstellung, daß starke verbindende Kräfte immer wieder die gleichen Pflanzen zu bestimmten Gesellschaften zusammenführen. Daß in der Waldsteppe des Abakan-Gebietes auch fremde Arten vorkommen, die eine geographische Variante hervorbringen, erscheint angesichts der großen Entfernung weniger merkwürdig als der Besitz vieler bis Europa verbreiteter Wiesen-, Trockenrasen- und Waldpflanzen.

Das extreme Klima hat den Waldsteppengesellschaften die beherrschende Stellung, die sie im typischen Komplex innehatten, genommen und sie an Sonderstandorte der Nordhänge gedrängt. Dies spiegelt sich auch in der Nutzung. Die Abhänge können ihrer Steilheit wegen nicht durchgehend beackert werden, wie dies in der Schwarzerde-Ebene für den zonalen Standort die Regel ist. Umgekehrt läßt das aride Klima auf den Ebenen, wo sich der Ackerbau konzentriert, keine unabsehbare, fruchtbare Kultursteppe entstehen. Nur in extensiver Form mit Zwischenschaltung vieler Brachjahre kann Sommerweizen gebaut werden, dessen Ertrag von der Jahreswitterung stärkstens abhängig ist (REVERDATTO 1928).

Ein ähnliches Vegetationsmosaik läßt sich in der Nachbarschaft der übrigen, an den Rand der turkestanischen Gebirge vorgeschobenen *Ostericum*-Fundorte (KRYLOW 1901; FETSCHENKO 1911) wenigstens in großen Zügen erkennen. Nach GLINKA (1914, S. 45) besteht an ihrem Steilanstieg überall die gleiche Zonierung von der Halbwüste über die südliche Steppe, einen schmalen Schwarzerdegürtel mit Waldsteppe zur eigentlichen Gebirgsvegetation. Demnach schließen keine begründeten Erwägungen die Wahrscheinlichkeit aus, daß selbst an den Abhängen innerasiatischer Gebirge zwischen Wüste und Hochgebirgsvegetation der Gesellschaftskomplex entwickelt sein kann, dem in dieser Arbeit nachgegangen wird. Er muß in einer südlich-kontinentalen Variante erwartet werden, deren Aufbau am Beispiel der Abakansteppe angedeutet wurde.

Zusammenfassung.

Abb. 2 zeigt die räumliche Lage aller untersuchten Gebiete im Zusammenhang der großen Standortsgliederung Europas und Westasiens. Sie ordnen sich zu einem Verbreitungszentrum und allseits anschließenden Randgebieten, so daß eine Hauptforderung an pflanzengeographische Arbeiten erfüllt scheint, die besagt, daß der untersuchte Gegenstand über sein Gesamtareal bis in dessen Ausläufer verfolgt werden sollte.

Die Bezugsgrundlage für das in Abb. 2 skizzierte ökologische und chorologische Ergebnis bildet der in Tabelle 1 zusammengestellte, um das Querceto-Carpinetum typicum, das Festucion valesiacae und die eutrophe, schwach halophile Verlandungsreihe gruppierte Gesellschaftskomplex. Ihm steht der parallel aufgebaute, in extrem-kontinentales Klima verschobene, vikariierende Espen-Birkenwaldkomplex der nördlichen westsibirischen Schwarzerdezone zur Seite (vgl. Tabelle 2), von dem trotz aller Lückenhaftigkeit der vorliegenden Bearbeitung angenommen werden darf, daß er gleiche prinzipielle Bedeutung hat. An diesen reinen Fällen der Komplexbildung werden die Abwandlungsformen in den Randgebieten verständlich, deren Eigenarten auf unterschiedlichen Wegen zustande kommen. Zum Teil ergeben sie sieh dadurch, daß der typische Komplex in seiner qualitativen Zusammensetzung und im gegenseitigen Flächenverhältnis der Gesellschaften nahezu unverändert bleibt, jedoch auf kleinen Raum zusammengedrängt wird, so daß er den Rang der zonalen, vorherrschenden Vegetation verliert und zur fremdartigen Enklave innerhalb abweichender Umgebung wird. Die zweite Form der Veränderung liegt im flächenmäßigen Zurückgehen und in der floristischen Verarmung einzelner kennzeichnender Gesellschaften, die in den Randgebieten nur in seltenen Fragmenten aufgespürt werden können. Dies gilt für Querco-Potentilletum, Festucion valesiacae, Delphinietum, Onopordetum, halophile Gesellschaften sowie für Weizen-,

Zuckerrüben- und Luzernebau im nördlichen Grenzbereich, für hygrophile und azidiphile Gesellschaften im Süden. Daß aber, wofür aus den nördlichen Randgebieten zahlreiche Beispiele bekannt sind, ihre Bruchstücke bis an die Grenzen des untersuchten Gebiets auftauchen, wird als Hinweis auf die Zusammengehörigkeit sämtlicher behandelter Teilgebiete aufgefaßt, die trotz aller Divergenz noch von den Ausläufern des zentralen Komplexes überspannt werden. Als notwendiger Antagonismus

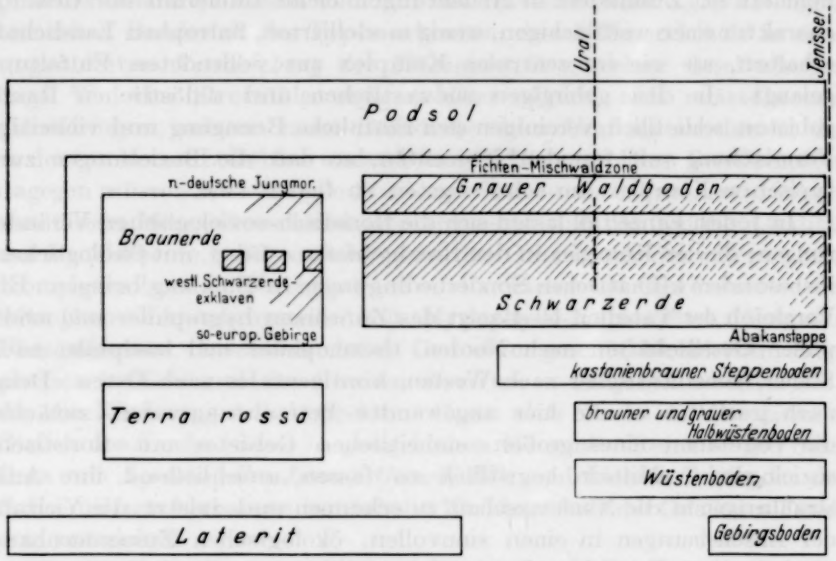


Abb. 2. Die Zuordnung des untersuchten Gesellschaftskomplexes zu den klimatischen Bodentypen (Schema nach STEBUTT 1930, S. 363). Eng schraffiert: typischer Komplex, Osthälfte gestrichelt. Weit schraffiert: untersuchte Ausstrahlungsgebiete.

ist daneben der Gewinn an Fläche und Artenreichtum zu nennen, den andere Gesellschaften in den Randgebieten haben. Die eutrophe Verlandungsreihe, die oligotrophen Moore, Roggen-, Kartoffel-, Haferäcker im Norden, die Halophyten- und extremen Steppengesellschaften im Süden bieten Beispiele. Die dritte Form, in der sich der Vegetationskomplex ändert, besteht in der Verdrängung vorherrschender Gesellschaften durch örtliche Vikarianten, deren floristische Abweichungen mit den besonderen Klimabedingungen ihres Verbreitungsgebietes in Einklang steht. Sie nehmen im abgewandelten Komplex entsprechende Plätze ein, wie die von ihnen verdrängten Gesellschaften in der zentralen Ausbildungsform. Genannt seien die Vikarianten des Querceto-Carpinetum typicum: das Querceto-Carpinetum elymetosum im NW, das Querceto-Piceetum im N, die Espen-Birkenwälder im NO und O. Auch *Cirsium oleraceum-Angelica silvestris*-Ass., Agrostidion spicae venti und Artemisietalia in den nördlichen Gebieten gehören hierher.

In den einzelnen Randgebieten kombinieren sich die drei Abwandlungstendenzen in verschiedener Weise. In Mitteldeutschland tritt die flächenmäßige Einengung in den Vordergrund, während Strukturänderung, Verarmung und Infiltration fremder Gesellschaften geringes Ausmaß erreichen. Im Norden dagegen verändert sich die Gesamtstruktur in den *verschiedensten* Beziehungen. Die Gesellschaften des typischen Komplexes verarmen und verlieren an Fläche, fremde Bestandteile nehmen zu. Zumindest in Andeutungen bleibt immerhin der Gesamtcharakter einer weitflächigen, wenig modellierten, eutrophen Landschaft erhalten, wie sie im zentralen Komplex zur vollendeten Entfaltung gelangt. In den gebirgigen südwestlichen und südöstlichen Randgebieten schließlich vereinigen sich räumliche Beengung und vielseitige Vermischung mit fremden Elementen, so daß die Beziehungen zum typischen Komplex am schwierigsten zu finden sind.

In jedem Einzelfall lassen sich die floristisch-soziologischen Veränderungen, die der Komplex in den Randgebieten erfährt, mit ökologischen, insbesondere klimatischen Sonderbedingungen in Einklang bringen. Ein Vergleich der Tabellen 1—4 zeigt das Zunehmen hygrophiler und azidiphiler Gesellschaften nach Norden, thermophiler und basiphiler nach Süden, subatlantischer nach Westen, kontinentaler nach Osten. Demnach gestattet es die hier angewandte Betrachtungsweise, zunächst die Vegetation eines großen, einheitlichen Gebietes mit floristisch-soziologischen Mitteln begrifflich zu fassen, anschließend ihre Ausstrahlungen in die Nachbarschaft zu erkennen und zuletzt die Vielzahl der Erscheinungen in einen sinnvollen, ökologischen Zusammenhang zu bringen. Zunächst hatte sich der Autor diese Erörterungen nicht zum Ziel gesetzt, da die Arbeit nur den Standorten einer ihn zufällig interessierenden Pflanze gewidmet war. Daß das Areal dieser Pflanze zugleich einen einheitlichen, weitgespannten Lebensraum und dessen gesamte Vegetation bis in ihre Ausläufer bezeichnet und deshalb auch allgemeines Interesse beansprucht, ergab sich erst nach und nach.

Individuelle Abwandlungen des Gesellschaftsmosaiks.

Die bisher besprochenen Veränderungen folgen zum größten Teil der Klimaabstufung in verschiedener geographischer Lage. Neben der allgemeinen Gesetzmäßigkeit wirken stellenweise auch besondere Konstellationen der Umwelt, von denen individuelle Sonderformen der Komplexe geschaffen werden.

Das Havelländische Luch.

Zwischen Berlin und Havelberg vereinigen sich drei Urstromtäler und ein alter Elblauf in einem rund 400 qkm überspannenden, netzartig verwobenen Mündungssystem zu dem einheitlichen Talzuge, in dem von

Havelberg ab jetzt die Elbe fließt (WAHNSCHAFFE 1909, S. 214). Heute wird das „Havelländische Luch" nur von kleinen Nachzüglern ehemaliger Ströme durchzogen und hat sich mit Flachmooren bedeckt. In dieser Sumpflandschaft kommt *Ostericum* im Zuge des Warschau-Berliner Urstromtales mehrfach vor.

Trotz des abweichenden Landschaftsbildes zeigt die Gesamtheit der Pflanzengesellschaften viel Übereinstimmendes mit dem typischen Komplex des *Ostericum*-Areals und läßt das Havelländische Luch als eigentümlichen Sonderfall des Typus erkennen, dessen Besonderheit in einer ungewohnten *Verschiebung der Flächenanteile* einzelner Gesellschaften liegt. Wo vier Stromtäler sich einander nähern, sich verästeln und durchdringen, müssen nasse Standorte einen Umfang annehmen, der in der trockenen Lößebene undenkbar ist. Die xerophilen Gesellschaften dagegen müssen mit winzigen Sonderstandorten vorliebnehmen. Sobald von diesen Mengenverschiebungen abgesehen und nur auf die Qualität der Bauelemente geachtet wird, tritt der Grundstock des untersuchten Komplexes hervor. Nachgewiesen sind zunächst die Gesellschaften der eutrophen Verlandungsreihe mit Myriophyllo-Nupharetum, Scirpeto-Phragmitetum, Caricetum elatae, Caricetum gracilis, Molinietum, Eriophorion latifolii und der *Cirsium oleraceum — Angelica silvestris*-Ass., die die Niederungen beherrschen. *Carex elata* wuchs an den tieferen Stellen des Luchs früher in „ungeheuren Mengen". Reich ist die Salzflora mit *Agrostis alba-Juncus Gerardi*-Ass. und kleinen Beständen des Salicornietum herbaceae in nächster Nachbarschaft der *Ostericum*-Fundorte entwickelt.

Inmitten der feuchten Wiesen, die das Landschaftsbild bestimmen, gedeihen Festucion valesiacae-Rasen mit vielbeschriebenem Artenreichtum, denen einige unansehnliche, wenige Meter hohe Sandrücken als Standort genügen, so daß sie ein Beispiel der Konzentration artenreicher Pflanzengesellschaften auf kleinstem Raum bilden. Festucion-Arten kommen außerdem auf den beackerten Hochflächen südlich des Luchs vor, wo sie nach den Floren Fragmente des Astragalo-Stipetum erkennen lassen. An Waldgesellschaften sind aus dem Havelland Alnetum glutinosae, Querceto-Carpinetum filipenduletosum, stachyetosum und elymetosum, Querco-Potentilletum und Querceto-Betuletum erkennbar. Die eutrophe Reihe vom Alnetum zum Querco-Potentilletum besiedelt grundwassernahe, mit Nährstoffen angereicherte Talstandorte, sowie Ränder der diluvialen Hochflächen. Das anspruchslose Querceto-Betuletum kommt auf Dünen vor. Schwach ist das Querceto-Carpinetum corydaletosum durch vereinzeltes Vorkommen von *Allium ursinum* und *Anemone ranunculoides* angedeutet. Das tote Urstromtal ohne Aulehmablagerung dürfte keine geeigneten Standorte bieten.

Das Auftreten von Querceto-Carpinetum elymetosum, ferner die Seltenheit der Charakterarten des Delphinietum und Onopordetum stellen das Havelländische Luch in die Nähe des Uckermärkischen Gesellschaftskomplexes. In diesem Zusammenhang verdient das atlantische Querceto-Betuletum Erwähnung, das dem Gesellschaftsmosaik des *Ostericum*-Areals fremd ist. Doch fehlt der speziellen märkischen Ausbildung der Gesellschaft (PREISING 1943) noch der euatlantische Charakter, den die Gesellschaft weiter im Westen einnimmt. Gegenüber der Uckermark besteht zugleich eine merkliche Selbständigkeit, insofern als das Querceto-Carpinetum elymetosum im Havelland weitaus seltener ist als dort. HUECK (1937) sieht die Ursachen in der starken Auslaugung des relativ alten Geschiebemergels sowie im binnenländischen Klimaeinschlag Südbrandenburgs.

Demnach bildet das Havelländische Luch eine Strukturvariante des behandelten Komplexes, in der die Flächenanteile der Gesellschaften bis zur völligen Umgestaltung des Landschaftsbilds verändert, die Bauelemente jedoch, abgesehen von geringfügigen Veränderungen, die aus der westlichen Lage folgen, erhalten geblieben sind (vgl. Abb. 1d). Diese Auffassung wird durch das Auftreten der Großtrappe (*Otis tarda*) im Luch bestätigt. Wer den Vogel in der Ackerebene zwischen Leipzig und Magdeburg oder im Thüringer Becken gesehen hat, dem erscheint es zunächst befremdlich, daß er auch in einem Gebiet lebt, das landläufig als ein Sumpf gilt. Ist jedoch das Luch ein Sonderfall des Lebensraumes, in dem die Trappe zuhause ist, dann verwandelt sich der Vogel aus einem vermeintlichen Fremdling in einen organischen Bestandteil. Die Frage, wie sich ein Standortskomplex, zu dessen Wesen ein hoher Eutrophiegrad gehört, in der sandigen Südhälfte Brandenburgs bilden konnte, wird durch die Verteilung der Bodenarten beantwortet. Das Havelländische Luch ist von drei Seiten durch große Geschiebemergelinseln gegen den Sand der weiteren Umgebung abgeschirmt. Insofern bildet es gegenüber den anderen großen südbrandenburgischen Flachmooren eine Ausnahme.

In weiten Teilen Westsibiriens darf eine dem Havelländischen Luch analoge asiatische Sumpf-Variante des Komplexes erwartet werden, da dort hoher Grundwasserstand in ebenem Gelände unübersehbare Röhrichte und zahlreiche flache Seen hervorbringt (v. MIDDENDORF 1870). Auf Übersichtskarten sind diese Gebiete der westsibirischen Schwarzerdezone als Sumpf eingetragen.

Die Westküste Estlands und die vorgelagerten Inseln.

An der estnischen Ostseeküste und auf einigen ihrer Inseln (LIPPMAA und EICHWALD 1936) dringt *Ostericum* in eine diluviale Ausräumungslandschaft vor, in der ebengelagerter Silurkalk großflächig zutage tritt

und die Felseinöde des „Alvar" schafft. Doch zeigt auch hier das Gesellschaftsinventar vom Brackröhricht der Küste bis zum Fichtenmischwald der Anhöhen im Qualitativen die Zusammensetzung, die für die nördlichen Randgebiete des *Ostericum*-Areals als typisch erkannt wurde. Untergeordnete Abweichungen ergeben sich durch die differenzierte Strandvegetation mit Dünenbildung sowie durch das Überwiegen des flachgründigen Felsbodens. Nach LIPPMAA (1932) sind Scirpetum maritimi, Juncion Gerardi, Salicornietum herbaceae, wahrscheinlich weitere halophile Gesellschaften mit *Artemisia rupestris* und *A. maritima*, Ammophiletum, Mariscetum, Eriophorion latifolii (Caricetum Davallianae), Molinietum, Molinio-Arrhenatheretea-Wiesen, krautreiche Festuco-Brometea-Rasen mit schwachem Festucion valesiacae-Einschlag und unter Dornsträuchern der trockenen Schafweiden auch Relikte der Quercetalia pubescentis erkennbar. Kleine Inseln beherbergen nur diese Gesellschaften, größere tragen außerdem Alnetum, Querceto-Carpinetum filipenduletosum oder eine ähnliche vikariierende, nasse Waldgesellschaft sowie Laubmischwälder (LIPPMAA 1935). Auch Laubwiesen-Komplexe aus den angeführten Gesellschaften werden beschrieben. Azidiphile Vegetation spielt im Silurkalkgebiet keine Rolle.

Der plattige Kalksteinuntergrund bietet den Gesellschaften der Süßwasserverlandung kaum Standorte. Um so mehr haben sich mesophile und xerophile Rasen ausgebreitet, in denen auf besonders flachgründigen Stellen Felsbewohner wie *Hutchinsia petraea*, *Saxifraga tridactylites* und *Sedum album* vorkommen. Insofern steht dieses Gebiet, was das Flächenverhältnis zwischen Aushagerungs- und Anreicherungsstandorten betrifft, in denkbar großem Gegensatz zum Havelländischen Luch. Diese Tatsache, daß in verschiedenen Gebieten ein qualitativ gleiches oder ähnliches Gesellschaftsinventar mit sehr unterschiedlicher Verteilung der Mengenverhältnisse auftreten kann, eröffnet einen Einblick in eine Variationsmöglichkeit der Pflanzendecke, mit der eine bedeutende Mannigfaltigkeit erreicht, gleichzeitig aber eine tiefliegende Gesetzmäßigkeit des Aufbaues gewahrt wird.

Ostericum besiedelt die Tangwälle, die von Stürmen längs der Küste aufgehäuft werden (LIPPMAA 1932). Gegen die See tragen sie halophile Spülsaumpflanzen, wie *Atriplex*-Arten, *Cakile* und *Crambe maritima*. Höher oben, wo Salzwasser nur bei stärksten Stürmen hingelangt, steht eine Pflanzengesellschaft, die einer stark gedüngten, mit Ruderalpflanzen durchsetzten Wiese nahekommt. Ihre Artenverbindung sei durch die Namen *Anthriscus silvestris*, *Arrhenatherum elatius*, *Ranunculus acer*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Agropyrum repens*, *Ranunculus polyanthemus* und *Silene nutans* kurz gekennzeichnet (weitere vgl. LIPPMAA 1932). Wahrscheinlich besiedelt *Ostericum* auch am Ostufer des Sees Wirtzjärv im Inneren Estlands die Spülsäume (NEUJUKOW 1927). Der

habituell so fremdartige Standortstyp des Tangwalles ordnet sich, sobald er nicht nur topographisch, sondern ökologisch bewertet wird, dem allgemeinen Bild über die Ansprüche der Pflanze ein. *Ostericum* hat sein Verbreitungszentrum in einem eutrophen Standortskomplex, in dem es feuchte, humose Anreicherungsstandorte bewohnt, denen die geringe klimatische Durchfeuchtung eine schwache Versalzung verleiht. Die Inkarnation, in der uns dieser Standortstyp in der Regel begegnet, ist die mit Juncion Gerardi durchsetzte *Cirsium rivulare*-Wiese des Schwarzerdegebietes. An den estnischen Tangwällen hat sich dieser Standort in abweichender Verkleidung verwirklicht, ohne von seinem ökologischen Inhalt Wesentliches zu verlieren. Ein hochgelegener, selten vom Meerwasser erreichter, mit organischem Getreibsel durchsetzter Tangwall im östlichen, niederschlagsarmen Teil der Ostsee ist ebenfalls ein humoser, feuchter, schwach salzhaltiger, nährstoffreicher, wahrscheinlich auch warmer Anreicherungsstandort, der nur durch seine Herkunft aus dem Rahmen fällt. Er liegt in einer Umgebung, in der sich das Standorts- und Gesellschaftsmosaik des *Ostericum*-Areals zwar quantitativ stark verschoben, qualitativ jedoch deutlich erkennbar wiederfindet.

Das Sandgebiet Nyirség in Ungarn.

Im Nordosten der ungarischen Tiefebene erhebt sich die aus flachen Sandrücken aufgebaute Hügellandschaft Nyirség, deren bewegtes Relief Sandpuszten, xerische Eichenwälder, Birkenhaine, schattige, humose Eichen-Hainbuchenwälder, Auwälder, Sümpfe, Moorwiesen und Waldmoore in engen Kontakt bringt (Soó 1937, 1940 b). In der Pflanzendecke kommt der Charakter eines Sandgebietes am deutlichsten im Vorherrschen des Roggen- und Kartoffelbaues zum Ausdruck (Soó 1940 b, S. 27). Das Gesellschaftsinventar umfaßt Myriophyllo-Nupharetum und andere Potamion-Gesellschaften, Scirpeto-Phragmitetum, Caricetum elatae und weitere Magnocaricion-Sümpfe, die *Cirsium rivulare*-Ass., nasse bis frische Subassoziationen des Querceto-Carpinetum, Quercetalia pubescentis-Wälder und kontinentale Trockenrasen mit Festucion valesiacae-Arten (Soó 1937, 1938, 1939). Ob Querceto-Carpinetum typicum vorhanden ist, kann nach den komplexen Listen Soós nicht entschieden werden. Falls es auftritt, dürfte es durch das unruhige Relief auf kleine Flächen gedrängt sein. Im gegensatzreichen Vegetationsmosaik ist ein Hauptunterschied gegenüber dem Komplex in seiner typischen Ausbildung zu suchen, der auf den besonderen Eigenarten der Reliefbildung im Sand beruht. In dieser Umgebung besiedelt *Ostericum* eutrophe Bruchwald- und Moorkomplexe mit Alnetum, nassem Querceto-Carpinetum, Magnocaricion, Molinietum und der *Cirsium rivulare*-Ass. (Soó 1937, S. 372).

Bemerkenswert ist das Entstehen des umfangreichen eutrophen Komplexes über *Sanduntergrund*, obwohl er in den übrigen Teilen des *Ostericum*-Areals auf Löß oder Geschiebemergel angewiesen bleibt. Eine Ursache mag im niedrigen klimatischen Durchfeuchtungsgrad liegen, der aus der Jahrestemperatur von 9,9° C und der Regenmenge von 610 mm folgt (Aszód 1936). An einigen Gesellschaften der verlassenen Äcker, die dem Schwarzerdeuntergrund fremd sind, gibt sich übrigens der Sand in der Vegetation zu erkennen. Diese Flächen überziehen sich zunächst mit einer Initialgesellschaft von *Bromus tectorum*, *Kochia arenaria* und *Cynodon dactylon*. Später folgt eine Sukzessionsstufe mit den Horstgräsern *Festuca vaginata* und *Corynephorus canescens*, aus der endlich ein dauerhafter *Festuca sulcata-*, *Chrysopogon gryllus-Stipa ioannis*-Rasen hervorgeht. *Bromus tectorum* und *Chrysopogon* deuten auf die südliche Lage des Gebietes. Bezeichnend für das Beispiel des Nyirség ist demnach die Verschiebung des ganzen Standorts- und Gesellschaftsmosaiks auf ein Substrat, auf dem es in anderen Klimagebieten nicht vorkommt.

Zur Stellung der Ergebnisse innerhalb der Pflanzengeographie.

Verhältnis zu den Begriffen „zonale Vegetation" und „Klimaxkomplex".

Die Arbeit befaßt sich mit einer Methode, die es gestattet, die Vielseitigkeit der Pflanzendecke ohne Zwang zu ordnen. Sie verfolgt damit ähnliche Ziele wie die Vorstellungen über zonale Vegetation und Klimaxkomplex. Bei der Klärung des Begriffs der zonalen Vegetation wurden Gesellschaften erkannt, die sich von jener deutlich unterscheiden, jedoch mit der Sicherheit eines „Gesetzes" (Alechin, zit. bei Walter 1943, S. 31) räumlich an sie gebunden sind. Damit ist die Tatsache der Gesellschaftskomplexe erfaßt. Ihre klarste Formulierung findet sich im Begriff der „intrazonalen" Vegetation (Walter 1943, S. 28), die von der zonalen abweicht, aber innerhalb einer bestimmten Zone optimal gedeiht. Als Schwäche der Vorstellung über zonale Vegetation gilt, daß sie nur in ebenen Gebieten zutrifft, in denen ein einziger Standortstyp vorherrscht. Auch entsteht der Eindruck, daß die Kenntnis der Gesellschaftskomplexe von dieser Seite her wohl angebahnt, aber nicht ausgebaut worden wäre. Walter (a. a. O.) sagt, es sei schwierig, intrazonale Vegetation abzugrenzen, weshalb auf ihre Behandlung verzichtet wird.

Die hauptsächlichen Beobachtungen, die zum Studium der Gesellschaftskomplexe veranlassen, sind im Zusammenhang der Klimaxlehre angestellt worden. Auch der Autor der vorliegenden Arbeit ist von dieser Seite her an den Gegenstand herangeführt worden. Nach Tüxen (1932, S. 19) besitzt jedes Klimaxgebiet ein bestimmtes Inventar von Assoziationen, von denen einige an dieses Gebiet geradezu gebunden

sind (vgl. auch BRAUN-BLANQUET 1951, S. 530). Zwischen der Klimaxlehre und der hier vertretenen Auffassung besteht kein Gegensatz der ersten sachlichen Feststellungen. Gegensätze ergeben sich jedoch aus der unterschiedlichen Weiterverarbeitung des Beobachteten. Die Klimaxlehre nimmt den gegenwärtigen Zustand der Pflanzendecke als Gegebenheit und bemüht sich nachzuweisen, daß die aktuelle Mannigfaltigkeit auf einen Zustand höherer Einheitlichkeit hinstrebe, der durch das Umsichgreifen einer einzigen Klimaxgesellschaft gekennzeichnet sei. Die Unzulänglichkeit der Klimaxlehre liegt darin, daß in den meisten Fällen unbekannt ist, ob die von besonders passenden Beobachtungsergebnissen als prinzipiell möglich deduzierten Entwicklungsvorgänge in der Regel schnell genug ablaufen, daß sie vor der nächsten Klimaschwankung, die eine neue Ausgangssituation schafft, in nennenswertem Umfange wirksam werden. Obwohl überspitzte Vorstellungen gemildert wurden, haben sich die Vertreter der Klimaxlehre noch nicht von der Blickrichtung auf einen in undurchsichtige Zukunft führenden, nur spekulativ greifbaren Vorgang abgewandt (vgl. TÜXEN 1950a, S. 401 „Durchgangsgesellschaften" zur Schlußgesellschaft). Besonders die Formulierung BRAUN-BLANQUETS (1951, S. 466), es sei „nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen" die zur Abwicklung einer vollständigen Sukzessionsserie notwendige Zeitspanne die Dauer der Klimakonstanz überschreite, deutet mit ihren Vorbehalten an, daß sie eher ein Verharren auf dem alten Standpunkt umschreiben, als eine Auffassungsänderung anzeigen soll.

Die kausalanalytische Untersuchung der Komplexe, die in der vorliegenden Arbeit vertreten wird, beschränkt sich darauf, das Beobachtbare aus seinen Voraussetzungen zu erklären. Sie findet, daß einfache, überall gegenwärtige physikalisch-chemische Kräfte, die im wesentlichen durch das Mikrorelief gesteuert werden, die Ausbildung einer Vielzahl von Kleinstandorten veranlaßt haben, die sich mosaikartig über große Strecken wiederholen. Sie stellen gesetzmäßige Abwandlungen eines einzigen Großstandorts dar, der zwar de facto niemals verwirklicht war, noch je verwirklicht sein wird, dessen Voraussetzungen jedoch über große Erdräume gegeben sind. Jedem Kleinstandort ist innerhalb eines einheitlichen Florengebietes eine definierte Pflanzengesellschaft, bzw. ein Ring von Ersatzgesellschaften eigen. Die Arbeit hat zunächst die Pflanzengesellschaften mit dem Streben nach Vollzähligkeit registriert und erst anschließend die Standorte beachtet, weil nach einer grundlegenden Vorstellung der Pflanzensoziologie die Gesamtheit der Standortsfaktoren durch die Artenkombinationen besonders einfach und bedeutungsvoll zum Ausdruck gebracht wird. Die Aufzählung des vollständigen Gesellschaftsinventars einer Landschaft bedeutet einen sehr differenzierten Ausdruck des gesamten Lebensraumes, der einer ins

einzelne gehenden vegetationskundlichen Behandlung den Weg ebnet. Zugleich fördert die Regelmäßigkeit, mit der sich die Pflanzengesellschaften eines Komplexes nebeneinanderordnen, die Kenntnis der Gesetze, nach denen sich in der Pflanzendecke viele Teile zum Ganzen fügen.

Anwendbarkeit für die Untersuchung der Pflanzendecke.

Ob die Untersuchung von Gesellschaftsmosaiken eine ausbaufähige Methode der Vegetationskunde bedeutet, wird entschieden sein, wenn sich weitere gleichwertige Beispiele finden. Diese Frage kann bejaht werden. Anläßlich der pflanzensoziologischen Inventarisierung NW-Deutschlands hat Tüxen (1937) mehrfach den Zusatz „Charaktergesellschaft des Querceto-Betuletum-Gebietes der nw-deutschen Altmoräne" gebraucht und damit auf die Existenz landschaftsgebundener Gesellschaftsmosaike aufmerksam gemacht. Bereits 1932, ausführlicher 1939, wurden vom gleichen Autor in NW-Deutschland eine „Eichen-Hainbuchenwald-Landschaft" und eine „Eichen-Birkenwald-Landschaft" unterschieden und eine „Buchenwald-Landschaft", eine „Fichtenwald-Landschaft" und eine von Natur aus waldfreie Marschenlandschaft angedeutet. Jede zeichnet sich durch Kontaktgesellschaften und zugeordnete Ersatzgesellschaften aus. Tüxens Andeutungen lassen sich für die Querceto-Betuletum-Landschaft durch systematische Zusammenstellung zu einem Bilde hoher Vollständigkeit verdichten, in dem etwa 30 Pflanzengesellschaften vom natürlichen Wald über Heide, Acker, Wiese und Weide bis zum Moor und Heidetümpel in einleuchtender Ordnung nebeneinanderstehen.

Auch im Querceto-Betuletum-Komplex läßt sich das Verhältnis koordinierter Aushagerungs- und Anreicherungsstandorte erkennen. Nur sind die klimatischen und geologischen Voraussetzungen, mithin auch das Ergebnis, anders als in der Löß-Schwarzerdezone. Da der Sanduntergrund im Bereich des heutigen Querceto-Betuletum seit seiner Entstehung arm an Silikaten war und starker klimatischer Auswaschung unterlag, ist hier ein durchgehend oligotropher Komplex entstanden. Selbst in den Anreicherungsstandorten, in denen häufig anaerobe Zersetzungsvorgänge überwiegen, sammelt sich kein dem Pflanzenwuchs günstiges Material. Sichtbarer Ausdruck ist das Kümmern des nährstoffbedürftigen Schilfröhrichts, an dessen Stelle vielfach Reinbestände der azidiphilen Carex inflata treten. Auch großflächige Hochmoore sind charakteristisch.

Nach welchen Maßstäben Gesellschaftskomplexe am treffendsten abgegrenzt und geordnet werden, darüber sollte erst gesprochen werden, wenn mehrere Einzelbeispiele ausreichend durchgearbeitet sind. Wünschenswert bleibt besonders, sich nicht von vornherein auf wenige

Ordnungsbegriffe festzulegen und sich mit der Feststellung zu begnügen, daß es innerhalb der Komplexe „Charakter-, Differential- und Begleitgesellschaften" gibt (TÜXEN 1950a). Von Anfang an sollte auch von Fall zu Fall den *Besonderheiten* der Komplexbildung Rechnung getragen werden. So wird in Landschaften, in denen tiefe, steile Geländeformen überwiegen, die Wirkung des Lokalklimas besondere Beachtung verdienen. In Seemarschen wiederum wird das Gesellschaftsmosaik nur verstanden werden können, wenn der Grundwasserstand und die Bodenentsalzung Aufmerksamkeit findet. Ebenso fordern in Seedünenkomplexen die kurzfristig verlaufenden Prozesse der Bodenreifung besondere Berücksichtigung. In der Mehrzahl der Berg- und Hügelländer, deren Reliefenergie sich seit dem Diluvium wenig verändert hat, werden dagegen auch in übersehbarer Zukunft die Kräfte des Reliefs und die Gegensätze des Gesteinsuntergrundes entscheidend bleiben.

Weiterhin verdient die Tatsache Beachtung, daß jeder Komplex ein Zentrum optimaler Entwicklung sowie Ausstrahlungs-, Verarmungs- und Randgebiete mit Übergängen zu anderen Gebieten besitzt. Zum Beispiel der Schwarzerde bietet auch in dieser Beziehung der Querceto-Betuletum-Komplex eine Parallele. Sein Entfaltungszentrum in weit gegen den Atlantik vorgeschobenen Ländern beherbergt eine Fülle charakteristischer Ericaceen, immergrüner Sträucher und zarter, hygrophiler Kräuter, von der in NW-Deutschland nur ein schwacher Abglanz etwa in Gestalt von *Calluna vulgaris*, *Ilex aquifolium* und *Corydalis claviculata* übrigbleibt. Schließlich sei an die individuellen Variationsmöglichkeiten erinnert, von denen einige behandelt wurden, von denen aber jederzeit weitere erwartet werden müssen. Erst wenn mindestens in Annäherung ein Überblick über ihre Vielfältigkeit erreicht ist, wird an eine gültige Systematik der Gesellschaftskomplexe gedacht werden können.

Die Zahl der in Europa zu erwartenden Komplexe im hier verstandenen Sinne ist voraussichtlich nicht hoch. Es dürfte nicht ganz irrig sein, sie in der Größenordnung 15—25 zu suchen. 15 beträgt die Anzahl der „Vegetationsgürtel", die SCHMID (1936, S. 13) anläßlich seiner pflanzengeographischen Gliederung Europas gefunden hat. Die Gürtel sind chorologische Einheiten und werden durch eine Vielzahl von Arten gleichen Arealtyps abgegrenzt. Insofern können sie den Gesellschaftskomplexen begrifflich nicht gleichgesetzt werden, die bisher überwiegend unter dem Gesichtspunkt ihrer Dynamik und Syngenese ohne Rücksicht auf ihre räumliche Ausdehnung betrachtet wurden (SCHMID 1936, S. 7, 10). Jedoch findet sich ebenda die Komplexvorstellung in der Bemerkung angedeutet, daß in den Vegetationsgürteln regional verbreitete, regionalklimatisch bedingte Phytocönosen neben lokalbedingten stehen.

Es liegt nahe, äußere Verbreitung und innere Dynamik der Gesellschaftskomplexe als gleichberechtigte Objekte ihrer Untersuchung aufzufassen, wozu die vorliegende Arbeit einen Beitrag liefern mag. Wahrscheinlich wird sich dann zeigen, daß jeder Vegetationsgürtel, dessen charakteristische räumliche Ausdehnung notwendig als Ausdruck einer weitgefaßten, insbesondere regionalklimatisch begrenzten ökologischen Einheit aufzufassen ist, nur eine begrenzte Zahl von Gesellschaftskomplexen besitzt, so daß beide Einteilungsprinzipien der Vegetation zuletzt in Einklang gebracht werden könnten. In Abb. 3 ist der Versuch gemacht, die Grundzüge der Verbreitung bedeutungsvoller Gesellschaftskomplexe Europas zu skizzieren. Zugrunde gelegt sind hier nicht die Vegetationsgürtel, sondern die Areale beherrschender natürlicher Pflanzengesellschaften, von denen mit einer gewissen Sicherheit angenommen werden darf, daß ihnen Areale von Gesellschaftskomplexen entsprechen. Nach dieser Abgrenzung lassen sich etwa 25 Komplexe unterscheiden. Die Karte zeigt vor allem die Verschlingung des Pflanzenteppichs in Mitteleuropa, wo sich Ausbildungsformen der Vegetation zu einem schwer lösbaren Knäuel verbinden, die im Westen, Norden und Osten sehr viel einfacher zu überblicken sind. Es darf erwartet werden, daß eine chorologisch gerichtete Vegetationskunde, die von den einfachen Randgebieten her das komplizierte Zentrum zu verstehen sucht, auch für Mitteleuropa zuletzt zu verhältnismäßig übersichtlichen Ergebnissen gelangen wird.

An 15 oder wenig mehr großen Komplexen, die zwischen Gibraltar, dem Schwarzen Meer und dem nördlichen Skandinavien entweder über große Areale rein ausgebildet sind oder einander durchdringen, wird die Vegetationskunde ein leicht überschaubares Ordnungsprinzip zur großräumigen Einteilung des Erdteils besitzen. Diese Ordnung wird nicht aus einseitig-abstrakter Betrachtung abgeleitet sein, da die Vielfalt der Einzelbestände und Standorte von Anfang an ins Auge gefaßt werden muß. Das gleichzeitige Bemühen, diese Mannigfaltigkeit als gesetzmäßige Unterteilung eines einfacheren Großstandortes zu verstehen, führt zu Vorstellungen, die den weitesten wie den engsten Erscheinungen in der Pflanzendecke gleiche Sorgfalt widmen und beide in Beziehung bringen. In einer ausreichenden Bearbeitung eines Gesellschaftskomplexes werden die großräumigen Klima- und Bodenbedingungen, die über Tausende von Quadratkilometern gleichbleibende Grundzüge des Pflanzenwuchses schaffen, ebenso sorgfältig behandelt sein wie die Sonderbedingungen, die etwa den Quellen, Heiden oder Äckern ganz bestimmte, an entsprechenden Orten immer wiederkehrende Standortsqualitäten verleihen, die ihrerseits eine ganz bestimmte Pflanzengesellschaft hervorbringen.

Die Erforschung der Pflanzendecke mit dem Ziel, im Kleinsten schon das Größte zu erblicken und wiederum das Kleinste aus dem Größten

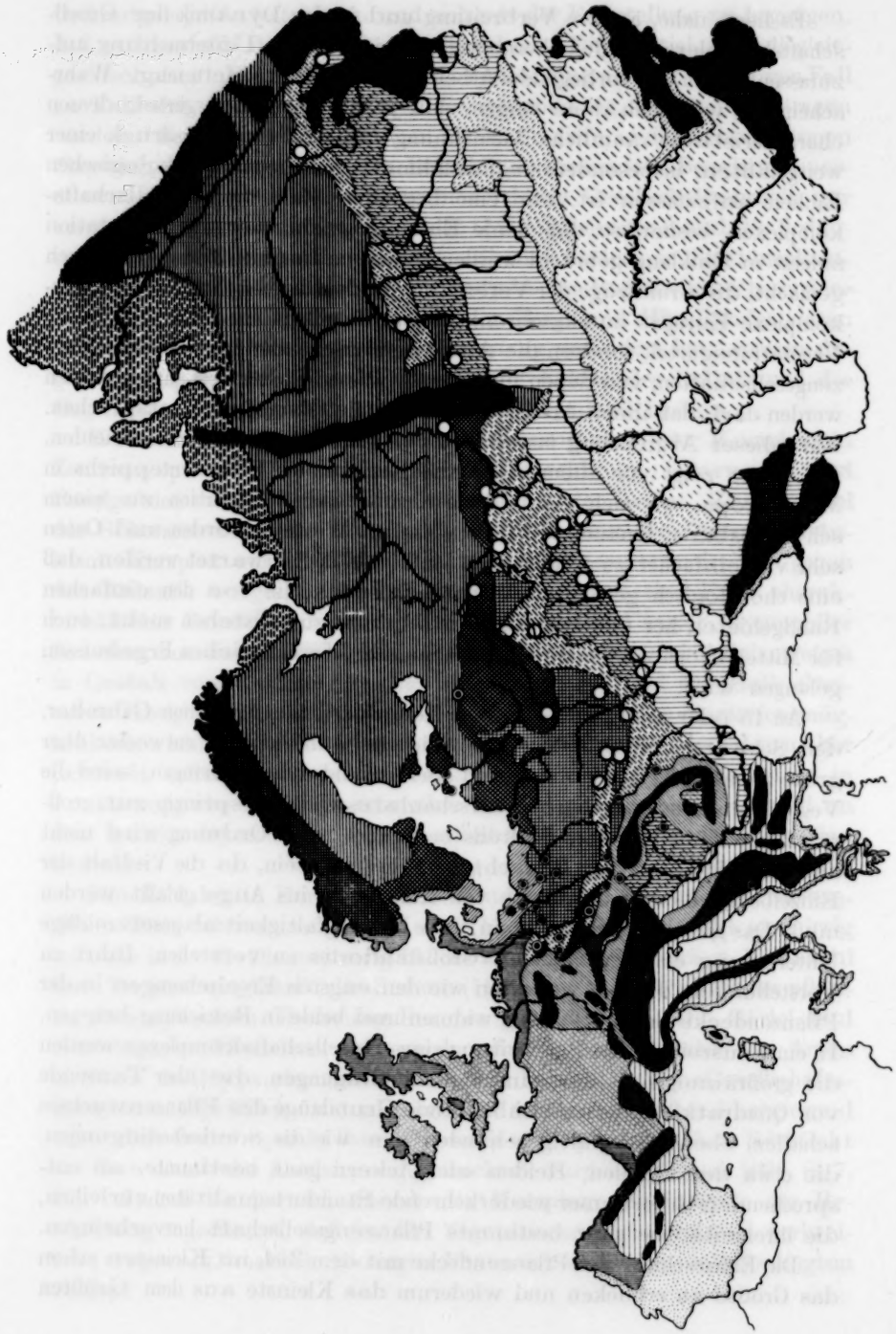


Abb. 3. Entwurf einer Verbreitungskarte der hauptsächlichen Gesellschaftskomplexe Europas und Westsibiriens, jeweils benannt nach ihren vorherrschenden Pflanzengesellschaften (Maßstab 1:40 000 000). Untersuchtes Gebiet begrenzt durch die Fundorte von *Ostericum palustre* Bess. Kreise mit Punkt: genau lokalisierte Einzelfundorte in Mitteleuropa. Größere leere Kreise: Verbreitungszentren in Osteuropa und Sibirien. *Osteuropa und Westsibirien:* 1. *Artemisia-* oder *Haloxylon*-Wüste. 2. *Artemisia*-Steppe. 3. Kurzrasige und großrasige *Festuca-Stipa*-Steppe, Krautreiche Wiesensteppe. 4. Waldsteppe (Durchdringungsgebiet von 3 und 5 bzw. 6). 5. Kontinentaler Eichen-Mischwald (Querceto-Carpinetum typicum, im Osten ohne *Carpinus*). 6. *Betula-Populus tremula*-Wälder, in Westsibirien mit 5 vikariierend. 7. Thermophile *Pinus-* und *Pinus-Quercus*-Wälder (oligotrophe Parallele zu 5). 8. Nordeuropäische Laub-Nadel-Mischwälder (Querceto-Piceetum u. ä.). 9. Nordeuropäische Nadelwälder. Wahrscheinlich mit eutrophem *Picea-* und oligotrophem *Pinus*-Teilkomplex. 10. Tundra. – *Mitteleuropa:* 11. Laubmischwald der Hügelstufe (Querceto-Carpinetum subass.). Hoher Anteil von *Fagus silvatica*. Teilkomplexe: eutroph mit *Dentaria*-Fagetum, oligotroph mit Querceto-Luzuletum nemorosae. 12. Baltischer Buchenmischwald (Querceto-Carpinetum elymetosum). Wahrscheinlich ein westlicher, Nr. 13 genäherter, und ein östlicher, Nr. 5 genäherter Teilkomplex. Hierher in Mitteleuropa auch der in Sign. 17 enthaltene Komplex des reinen Fagetum silvaticae. – *Westeuropa:* 13. Atlantischer Eichen-Eschenwald (Querceto-Fraxinetum). 14. Atlantischer Eichen-Birkenwald und verwandte Gesellschaften (Querceto-Betuletum, Blechno-Quercetum u. ä.). – *Südwesteuropa:* 15. Laubwerfende submediterrane Wälder (Querceto-Buxetum, Orneto-Ostryon u. ä.). 16. Immergrüne mediterrane Wälder (Quercion ilicis). – *Gebirge* (in Abb. 3 mehrere Komplexe in einer Signatur): 17. *Fagus-Abies*-Gürtel; *Picea*-Gürtel; *Larix-Pinus cembra*-Gürtel; *Vaccinium uliginosum-Loiseleuria*-Gürtel; *Carex-Elyna*-Gürtel. – *Seemarschen:* 18. Junge, waldlose Anlandungsgebiete.

abzuleiten, erfährt eine entscheidende Förderung durch die Vorarbeit der pflanzensoziologischen Systematik, die Hunderte von Gesellschaften beschrieben und mit begrifflichem Inhalt erfüllt hat. Daß der hier in extenso behandelte, vom Harz bis zum Ural reichende Komplex formelhaft mit wenigen Gesellschaftsnamen wie Querceto-Carpinetum typicum, Querco-Potentilletum, Astragalo-Stipetum, Delphinietum consolidae, Onopordetum acanthii, Caricetum elatae, Agrostis alba-Juncus Gerardi-Ass. umfassend und inhaltreich bezeichnet werden kann, ist dieser Vorarbeit zu danken, die vielleicht einmal der Leistung Linnés zur Seite gestellt werden wird. Nicht verschwiegen sei zum Schluß, daß noch weitere, zur Zeit unabsehbare, beschreibende Arbeit geleistet werden muß, bis die wenigen Gesellschaftskomplexe Europas in einfache, zureichende Formeln gebracht, der Vegetationskunde zur Verfügung stehen werden.

Zusammenfassung.

Die für kleinere Areale bereits nachgewiesene Tatsache, daß sich in der Natur eine begrenzte Zahl Pflanzengesellschaften zu geordneten, regelmäßig wiederholten Gesellschaftskomplexen zusammenfügt, wird erstmalig über das ganze Verbreitungsgebiet eines Gesellschaftskomplexes verfolgt. Als Objekt dient die Vegetation im Areal der Umbellifere *Ostericum*

palustre BESS., das die nördliche Schwarzerdezone zwischen Mitteldeutschland und dem Jenissei umfaßt und mit Ausstrahlungen nach Norden und Süden ausgreift. Das Gesellschaftsinventar des untersuchten Komplexes enthält in seinem westlichen Hauptverbreitungsgebiet bis zur Ukraine rund 20 Pflanzengesellschaften und kennzeichnende Kulturpflanzen aller Standortstypen vom verlandenden Gewässer bis zur trockenen Hügelkuppe. Trotz großer Disjunktion der einzelnen Teilgebiete finden sie sich im Umkreis der Standorte der gewählten Leitpflanze immer wieder zu einem scharf definierten Gesellschaftskomplex zusammen.

Der Komplex als *Gesamtgebilde* ist in Osteuropa so weit verbreitet, wie die großklimatischen und edaphischen Bedingungen zur Bildung der nördlichen Schwarzerde einschließlich ihrer derzeitigen Degradationsstufen geführt haben. Seine gleichbleibende *Untergliederung* folgt aus einer gesetzmäßigen, örtlichen Abwandlung des Großstandortes durch allgemein verbreitete Naturkräfte, insbesondere Schwerkraft und Atmosphärilien, die vom Relief gesteuert werden und durch Bodenabtragung und Lokalklima eine Kette koordinierter Kleinstandorte bilden. Daß diese Unterteilung eines Großstandortes in eine begrenzte Zahl aneinandergebundener Kleinstandorte keine Besonderheit des untersuchten Beispieles bildet, sondern über die ganze Erde verbreitet ist, wird aus der Literatur nachgewiesen.

In den weiteren behandelten Gebieten: der westsibirischen Schwarzerdezone sowie in den Übergangsstreifen zu Nachbarkomplexen lassen sich ähnliche Gesellschaftsmosaike nachweisen, in denen, dem abweichenden Klima entsprechend, einzelne Gesellschaften durch extrem kontinentale oder subatlantische Vikarianten ersetzt sind. Daneben kommen aber auch zahlreiche Gesellschaften des typischen Komplexes vor, so daß die Pflanzendecke des Gesamtareals als Einheit aufgefaßt werden darf, die in den divergierenden Teilgebieten einer verständlichen Variabilität unterliegt. Anschließend werden drei kleine Teilgebiete von abweichendem Habitus behandelt, in denen der Komplex in qualitativ gleicher Zusammensetzung, aber mit starker Veränderung der Mengenanteile seiner Komponenten auftritt. Als Gesamtergebnis kann formuliert werden, daß sich durch Beachtung der Gesellschaftskomplexe die Mannigfaltigkeit der Pflanzendecke nach einfachen Gesichtspunkten über große Areale zusammenfassen läßt, daß zugleich der Individualität des Einzelfalles Genüge geleistet werden kann und daß das Verständnis für die Ursachen des Mosaiks der Pflanzendecke gefördert wird.

Literatur.

ALECHIN, W.: Assoziationskomplexe und Bildung ökologischer Assoziationsreihen. Bot. Jb. **59** (1924). — ANGER, H.: Sibirien. In Handbuch der Geographi-

schen Wissenschaft, herausgegeben von F. KLUTE, Bd. Nordasien, Zentral- und Ostasien. Potsdam 1937. — ASZÓD, L.: Beitrag zur Ökologie und Soziologie der Sandvegetation des Nyirség. Acta geobot. Hung. **1** (1936). — BACHTEJEW, F. T.: Berichte über die Ergebnisse der Tätigkeit auf dem Nowgoroder Versuchsfeld zur Moorkultivierung. Nowgorod 1915/16. [Russisch.] — BRAUN-BLANQUET, J.: Pflanzensoziologie. 1. Aufl. Berlin 1928. 2. Aufl. Wien 1951. — BRAUN-BLANQUET, J., u. M. MOOR: Verband des Bromion erecti. Prodromus Pflanzenges. **5** (1938). — DZIUBALTOWSKI, S. Étude phytogéographique de la région de la Nida inférieure. Thèse Neuchâtel 1915. — ENGELBRECHT, TH. E.: Die Landbauzonen der außertropischen Länder. Berlin 1899. — FETSCHENKO, B. u. O.: Flora des Gouv. Ufa. Moskau 1893. — FETSCHENKO, B.: Conspectus florae Turkestanicae. BBC **28** (1911). — FIRBAS, F.: Studien über den Standortscharakter auf Sandstein und Basalt. BBC **40** (1924). — FLEROW, A. TH.: Flora des Oka-Gebietes. Acta Horti Petropolitani **27** (1908). — FUSS, M.: Phanerogamenflora Siebenbürgens. Progr. Gymn. Hermannstadt. Hermannstadt 1854. — GARCKE, A.: Illustrierte Flora von Deutschland, 22. Aufl. Berlin 1922. — GLINKA, K.: Die Typen der Bodenbildung. Berlin 1914. — GRUNER, L.: Conspectus stirpium vascularium in vicinitate urbis Woronesh sponte nascentium. Charkow. 1887. — HAZARD, J.: Die Geologie in ihren Beziehungen zur Landwirtschaft. Z. dtsch. geol. Ges. **1891**. — HUECK, K.: Pflanzengeographie Deutschlands. Berlin 1937. — ILVESSALO, Y.: On the mutual relation between the occurrence of forest (site) types and swamp types. Acta forest. fenn. **40** (1934). — JAAP, O.: Beitrag zur Gefäßpflanzenflora der nördlichen Priegnitz. Verh. bot. Ver. Prov. Brdbg **38** (1896). — KALELA, E. K.: Untersuchungen über die Entwicklung der Fichten-Weißerlen-Mischbestände in Ost-Finnland. Acta forest. fenn. **44** (1936). — KELLER, B.: Die Vegetation auf den Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten. Z. f. B. **18** (1925). — Die Grassteppen im Gouv. Woronesh. Vegetationsbilder **17**, 2 (1926). — Distribution of vegetation on the plains of European Russia. J. Ecol. **15** (1927). — Die Vegetation der Salzböden in der großen Halbwüste des Bundes der SSR. Vegetationsbilder **18**, 8 (1928). — Die Methoden zur Erforschung der Ökologie der Steppen- und Wüstenpflanzen. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, herausgegeben von E. ABDERHALDEN, Bd. 11, Abt. 6. Berlin u. Wien 1930. — KLEOPOW, J.: Überreste der Steppenvegetation im Gebiet Tscherkassy. Das Ukrain. Nat. Sch.-Komitee. Charkow 1928. [Ukrainisch.] — Überreste der Steppenvegetation auf der Kiewer Anhöhe. J. cycle bot. Acad. Sci. d'Ukraine **5/6** (1933). [Ukrainisch.] — KLIKA, J.: Studien über die xerotherme Vegetation Mitteleuropas. II. BBC **50** (1933). — KNAPP, J. A.: Die bisher bekannten Pflanzen Galiziens und der Bukowina. Wien 1872. — KNAPP, R.: Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. Arb. ZfV Hannover **1942**. — Vegetationsaufnahmen von Wäldern des mitteldeutschen Trockengebietes. Als Manuskript vervielfältigt Halle a. d. S. **1944**. — Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. Stuttgart 1948. — KOCH, W.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jb. St. Gall. naturwiss. Ges. **61** (1925). — KORSHINSKI, S.: Tentamen florae Rossicae orientalis. Mém. Acad. imp. Sci., St. Petersb. **8**, 7 (1898). — KOZLOWSKA, A.: La variabilité de Festuca ovina L. en rapport avec la succession des associations steppiques sur le plateau de la Petite Pologne. Bull. internat. Acad. pol. Sci., Cl. Sci. math. et natur., **B** Sc. nat. **1925**. — KOZLOWSKA, A.: Etudes phytosociologiques sur la végétation des rochers du plateau de la Petite-Pologne. Bull. internat. Acad. pol. Sci. Cl. Sci. math. et natur., **B** Suppl. **1927**. — KRAUSE, E. H. L.: Pflanzengeographische Übersicht der Flora von Mecklenburg. Arch. Ver. Freunde Nat.-Gesch. Mecklenb. **38** (1884). — KRAUSE, W.: Über Vegetationskarten als Hilfsmittel kausalanalytischer Untersuchung der Pflanzendecke. Planta (Berl.) **38** (1950). — KRYLOW, P.: Flora Altaica. Tomsk 1901. —

LAATSCH, W.: Dynamik der deutschen Wald- und Ackerböden, 2. Aufl. Dresden u. Leipzig 1944. — LEIMBACH, W.: Die Sowjetunion. Stuttgart 1950. — LINKOLA, K.: Zur Kenntnis der Verteilung der landwirtschaftlichen Siedlungen auf den Böden verschiedener Waldtypen in Finnland. Acta forest. fenn. **22** (1922). — Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladoga-See. Acta Soc. Fauna et Flora fenn. **45** (1916/21). — LIPPMAA, TH.: Beitrag zur Kenntnis der Flora und Vegetation SW-Estlands. Acta Inst. et Horti bot. Univ. Tartuensis **2** (1932). — Aperçu géobotanique de l'Estonie. Acta Inst. et Horti bot. Univ. Tartuens. **4** (1935). — LIPPMAA, TH., and E. EICHWALD: Estonian Plants. Acta Comment. Univ. Tartuensis A **29** (1936). — LOHMEYER, W.: Cirsium rivulare.-C. canum-Ass. Rdb. ZfV Hannover **11** (1943). — MAJEWSKI, P.: Flora von Mittelrußland. Moskau 1917. — Map of the vegetation of the Union of SSR. 1 : 5000000. USSR. Acad. Sci., Bot. Inst., Sect. geobot. **1939**. — MEUSEL, H.: Mitteldeutsche Vegetationsbilder. I. Hercynia **1** (1937). — Über das Vorkommen des Schmalblättrigen Federgrases, *Stipa stenophylla* ČERN., im nördlichen Harzvorland. Hercynia **1** (1938). — Die Vegetation der Gipsberge im Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. Hercynia **2** (1939). — Vergleichende Arealkunde. Berlin 1943. — MIDDENDORF, A. v.: Die Barabá. Mém. Acad. imp. Sci., St. Petersb. **14** (1870). — MILNE, G.: A provisional soil map of East-Africa. Amani memoirs 1936. — NEUJUKOW, TH.: Mitteilungen zur Flora Estlands I. Sitzgsber. naturforsch. Ges. Tartu. **34** (1927). — NOWOPOKROWSKI, J.: Beitrag zur Kenntnis der Vegetation des südlichen Voruralgebiets. Bot. Jb. **61** (1928). — PAASIO, J.: Untersuchungen über das Typensystem der Weißmoore Finnlands. Acta forest. fenn. **44** (1937). — PALLMANN, H.: Über Waldböden. Beih. Z. schweiz. Forstver. **21** (1943). — PETCH, C. P.: The vegetation of St. Kilda. J. Ecology. **21** (1933). — PODPĚRA, J.: Die ostrussischen Laubmischwälder. BBC **42** (1925). — POLUNIN, N.: The vegetation of Akpatok Island. I. J. Ecology. **22** (1934). — PREISING, E.: Die Waldgesellschaften des Warthelandes. Rdb. ZfV Hannover **1943**. — REVERDATTO, W. W.: Die Vegetationszonen der Abakan-Steppe. Bot. Jb. **61** (1927). — Die Abakan-Steppe und die Bewässerung im System des Flusses Abakan. Ber. Staatsuniv. Tomsk **81** (1928) [Russisch.] — ROBBINS, CH. R.: Northern Rhodesia, an experiment in the classification of land with use of aerial photographs. J. Ecology. **22** (1934). — ROHLENA, J.: Conspectus florae Montenegrinae. Preslia 20/21. Prag 1942. — ROSHANETZ u. ROSHANETZ-KUTSCHEROWSKA: Boden und Vegetation der Umgegend von Tomsk. Ber. Staatsuniv. Tomsk **81** (1928) [Russisch]. — SCHMALHAUSEN, H.: Flora von Mittel- und Südrußland. Moskau 1895 [Russisch]. — SCHMID, E.: Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz **21** (1936). — SCHMITHÜSEN, J.: Vegetationsforschung und ökologische Standortslehre. Jb. Ges. Erdkunde Berlin **3/4** (1942). — SCHÖNHALS, E.: Bodenkundliche Übersichtskarte von Hessen 1 : 300000. Wiesbaden 1951. — SCHOLZ, B.: Die Pflanzengenossenschaften Westpreußens. Danzig 1905. — SCHOSTAKOWITSCH, W. B.: Der ewig gefrorene Boden Sibiriens. Z. Ges. Erdkunde Berlin **7/8** (1927). — SCHWICKERATH, M.: Das Ganzheitsprinzip als Grundlage des Natur- und Landschaftsschutzes. Verh. dtsch. Landes- u. Bez.-Beauftr. Nat.-Sch. u. Landschaftspfl. **3** (1950). — SMIRNOW, P. A.: La flore et la végétation de la région centrale industrielle [Russisch]. Moskau 1940. — Soó, R. v.: Wälder und Waldtypen des Sandgebiets Nyirség. Erdesz. Kis. **39** (1937). — Wasser-, Sumpf- und Wiesenpflanzengesellschaften des Sandgebiets Nyirség. Bot. Közlemények **35** (1938). — Sand- und Alkalisteppengesellschaft des Nyirség. Bot. Közlemények **36** (1939). — Prodromus florae terrae Siculorum. Florae region. Hung. crit. **3** (1940a). — Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. Nova Acta Leopoldina, N. F. **9** (1940b). — STEBUTT, A.: Lehrbuch der allgemeinen Bodenkunde. Berlin 1930. — STEFFEN, H.: Vegetationskunde von Ostpreußen. Jena 1931. — STREMME, H.: Grundzüge der

praktischen Bodenkunde. Berlin 1926. — Die Steppen-Schwarzerde. In Blancks Handbuch der Bodenlehre, Bd. 3. Berlin 1930. — Sukatschew, W. N.: Die Untersuchung der Waldtypen des osteuropäischen Flachlandes. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, herausgeg. von Abderhalden, Bd. 11, Abt. 6. Berlin u. Wien 1930. — Szafer, W.: The mountain element in the flora of the Polish plain. Polska Akad. Umiej. **59**, (1930). — Taliew, W. J.: Verzeichnis der höheren Pflanzen des europäischen Teils der UdSSR [Russisch]. Moskau 1941. — Troll, C.: Bodenkunde, Vegetationsforschung und Geomorphologie als Grundlage der Wirtschaftsplanung in Neuländern. Geogr. Z. **2** (1944). — Tüxen, R.: Wald- und Bodenentwicklung in Nordwestdeutschland. Ber. 37. Wanderversig des Nordwestdtsch. Forstver. Hannover 1932. — Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. flor. soz. Arb.gem. **3** (1937). — Die Pflanzendecke Nordwestdeutschlands in ihren Beziehungen zu Klima, Gesteinen, Böden und Mensch. Geogr. Bl. **42** (1939). — Aus der Arbeitsstelle für theoretische und angewandte Pflanzensoziologie. Jb. Nat.-Hist. Ges. Hannover **92/93** (1942). — Pflanzensoziologie als unentbehrliche Grundlage der Landeswirtschaft. Studium gen. **3** (1950a). — Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der eurosibirischen Region Europas. Mitt. flor. soz. Arb.gem., N.F. **2** (1950b). — Tüxen, R., u. H. Diemont: Klimaxgruppe und Klimaxschwarm. Jb. Nat.-Hist. Ges. Hannover **88/89** (1937). — Tüxen, R., u. E. Preising: Grundbegriffe und Methoden zum Studium der Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften. Dtsch. Wasserwirtsch. **37** (1942). — Vaatz, A.: Sowjetische Kollektivwirtschaft. Berlin 1942. — Wahnschaffe, F.: Die Oberflächengestaltung des norddeutschen Flachlandes. Stuttgart 1909. — Waldenburg, I.: Die botanische Erforschung Brandenburgs. Verh. bot. Ver. Prov. Brdbg. **75**, (1934). — Walter, H.: Die Wasserverhältnisse an verschiedenen Standorten in humiden und ariden Gebieten. BBC **49** (1932). — Pflanzensoziologie und Sukzessionsforschung. Z. Bot. **31** (1937). — Grasland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. Jb. wiss. Bot. **87** (1939). — Die Vegetation Osteuropas. Berlin 1943. — Warnstorff, C.: Neue Beiträge zur Kryptogamenflora von Brandenburg. Verh. bot. Ver. Prov. Brdbg **42** (1900). — Werth, E.: Klima- und Vegetationsgliederung in Deutschland. Mitt. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtsch. **33** (1927).

Dr. W. Krause, (17b) Donaueschingen, Steinweg 48.

Planta, Bd. 41, S. 290—310 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN LICHTFELD UND CHLOROPHYLLGEHALT AN SPROSSRINDEN UND BLÄTTERN VON HOLZGEWÄCHSEN*.

Von

WALTER SCHENK.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. August 1952.)

I. Einleitung.

Bei fast allen Untersuchungen über Sonnen- und Schattenmerkmale der Pflanzen waren bisher ausschließlich die Blätter Gegenstand eingehender Studien. Dies erklärt sich aus ihrer leichten Zugänglichkeit, ihren vortrefflichen Expositionsmöglichkeiten dem Lichte gegenüber und nicht zuletzt aus ihrer Eigenschaft als Hauptträger der Pigmente.

Im Anschluß an Arbeiten von SEYBOLD, EGLE und MONTFORT über die lichtphysiologischen Eigenschaften der Chloroplastenfarbstoffe gegenüber Strahlungseinflüssen ergab sich die Frage, ob der Pigmentgehalt des grünen Rindenparenchyms der Sprosse der Holzgewächse ähnlichen Veränderungen unterworfen sei, wie das von den genannten Forschern an Blättern gezeigt werden konnte.

Diese Überlegungen gaben den Anlaß zu einer vergleichenden Untersuchung des Blatt- und Rindenassimilationsgewebes im Rahmen einer ökologisch-biochemischen Analyse des Naturversuchs. Im Verlaufe der Untersuchungen wurde es notwendig, durch Versuchsreihen die möglichen nicht allein durch den Lichtgenuß bedingten Veränderungen des Pigmentgehaltes zu erfassen. So mußten den Studien über Lichtfeld und Chlorophyllgehalt Versuche über den Einfluß des Alters und der periodischen Schwankungen des Chlorophyllgehaltes im Laufe eines Jahres folgen.

Den Schwierigkeiten der Abgrenzung und Erfassung der Einwirkung der Außenfaktoren, die bei solchen ökologischen Untersuchungen immer aufzutreten pflegen, konnte im wesentlichen durch den Ansatz möglichst zahlreicher Einzelversuche begegnet werden.

Leider war es, bedingt durch die Nachkriegsverhältnisse, unter denen die Arbeit begonnen wurde, nicht möglich, die neuesten Methoden der Pigmenttrennung in Anwendung zu bringen. Die Untersuchung be-

* Die vorliegende Arbeit stellt einen Auszug aus der Dissertation Frankfurt (1950) dar.

scheidet sich daher bewußt mit der Feststellung der Grundtatsachen in bezug auf den Gesamtchlorophyllgehalt der Rinde und des Blattes und soll den Weg zu weiteren Untersuchungen in dieser Richtung aufzeigen.

II. Material und Methodik.

Bereits wiederholt ist darauf hingewiesen worden, daß mit der verwendeten Bezugsgröße die Brauchbarkeit einer chemischen Analyse unlösbar verknüpft ist [vgl. ZELLER(1935), KEYSSNER und TAUBÖCK (Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. IV), EGLE (1937, 1940)]. In den älteren Arbeiten wird meist das Frischgewicht, das Trockengewicht oder der Aschengehalt als Bezugsgröße verwendet. Infolge der großen Nachteile durch die zeitliche Veränderlichkeit des Wassergehaltes und der Trockensubstanz mußten diese Maßeinheiten verworfen werden. In der vorliegenden Untersuchung wurde ausschließlich die Oberfläche und das Volumen als Bezugsgröße benutzt, denen auch bezüglich der photischen Reaktion in quantentheoretischer Hinsicht erhöhte Bedeutung beigemessen werden muß. Leider findet man auch hier nicht die Bedingung der Unveränderlichkeit in exakter Weise erfüllt, da es bei Bestimmung des Volumens kaum möglich sein wird, den Anteil der Interzellularen, der Zellwände und des Protoplasten von dem allein pigmentführenden Anteil der Zellen zu trennen. Weiterhin können Dilatationserscheinungen, die zu Flächen- bzw. Volumenvergrößerungen führen, die Bestimmung erheblich stören. Was die Aufeinanderfolge der Zellschichten des grünen Rindenparenchyms anbetrifft, so muß erwähnt werden, daß diese oftmals durch eingesprengte Sklerenchymbündel derart unregelmäßig ist, daß mikroskopische Dickenmessungen keine brauchbaren Werte liefern. Aus diesem Grunde mußte manchmal von einer Volumenbestimmung abgesehen werden und lediglich die Oberfläche allein als Bezugsgröße Verwendung finden.

Als Untersuchungsobjekte kamen nur solche Bäume in Frage, deren Rinde von möglichst glatter und gleichmäßiger Beschaffenheit war. Diese Bedingung erwies sich bei Untersuchungen, die sich über längere Zeiträume erstreckten, als besonders vordringlich, weil hierbei größere Flächenpartien verwendet werden mußten, deren anatomischer Bau sich während der Untersuchungszeit nicht wesentlich verändern durfte. Eine solche Gleichartigkeit ist natürlich nur innerhalb eines Internodiums zu erwarten. Hierdurch war wiederum der Anzahl der vergleichbaren Proben eine Grenze gesetzt.

Die Probeentnahme erfolgte mittels Korkbohrer jeweils zur gleichen Tageszeit. Zur Unschädlichmachung der chlorophyllzerstörenden Chlorophyllase wurde das Untersuchungsmaterial 3 min in siedendes Wasser gebracht und anschließend bei 32° C getrocknet. Die Konzentrationsbestimmung des Äthanolextraktes wurde sowohl lichtelektrisch-kolorimetrisch als auch spektrophotometrisch ausgeführt. Als Meßinstrument für die erstgenannte Methode wurde das lichtelektrische Kolorimeter nach Dr. B. LANGE [LANGE (1934)] mit Rotfilter RG 2, über dessen Brauchbarkeit zur Chlorophyllbestimmung (Komponenten $a+b$) aus Gesamtpigmentextrakten bereits GODNEW und KALISCHEWICZ (1936)

berichtet haben, verwendet. Die Eichkurve hierzu wurde aus verschiedenen Konzentrationsstufen des Chlorophyllextraktes der in der Arbeit untersuchten Bäume gewonnen (Abb. 1). Die Werte der Chlorophyllkonzentration sind in den Abbildungen meist als Relativwerte, ermittelt aus der Eichkurve („Eichkurvenprozente" = E.K.%), angegeben.

Zur spektrophotometrischen Messung diente das Zeißsche Pulfrich-Photometer. Die Chlorophyllbestimmung erfolgte bei Filter S 61. Die beiden Instrumente lieferten im wesentlichen übereinstimmende Ergebnisse.

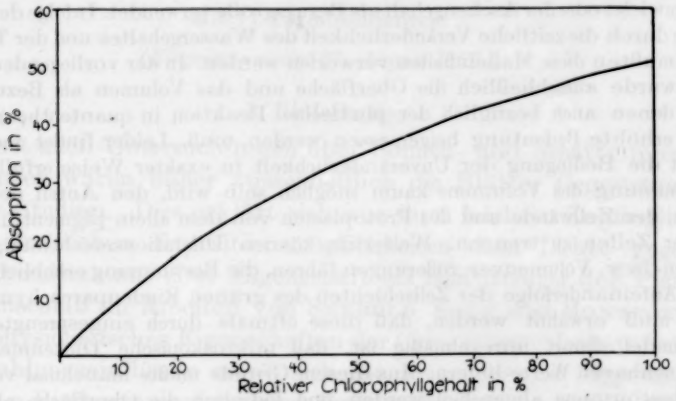


Abb. 1. Eichkurve zur Chlorophyllbestimmung (Komponenten $a + b$) aus Gesamtpigmentextrakten für das lichtelektrische Kolorimeter nach Dr. B. LANGE.

III. Der Chlorophyllgehalt der Sprossrinden und Blätter in Abhängigkeit vom Lichtfeld.

Durch die eingehenden Untersuchungen von SEYBOLD und EGLE (1937, 1938) und MONTFORT (1941, 1948, 1950) sowie einer Reihe von älteren Forschern wissen wir heute recht gut Bescheid über die Beziehungen zwischen Lichtfeld und Blattfarbstoffen, doch sind bis jetzt keinerlei Angaben über den Chlorophyllgehalt der Sproßrinden bekanntgeworden. Lediglich die anatomische Struktur der Sprosse wurde mehrfach auf ihre Lichtabhängigkeit geprüft. Hierbei standen Fragen des exzentrischen Dickenwachstums von Holz und Rinde im Vordergrund [WIESNER (1892), LÄMMERMAYR (1901), URSPRUNG (1906) u. a.]. An krautigen Pflanzen und an Sträuchern konnten in bezug auf die Anordnung und Ausbildung des Assimilationsparenchyms je nach der Exposition zum Lichte spezifische Differenzierungen nachgewiesen werden [PICK (1882), NILSON (1886), FARENHOLTZ (1913)].

Die Erkenntnis vom Vorhandensein bestimmter im Erbgut verankerter „biochemischer Gestalten" bei Blättern, die sich nach MONTFORT in 2 Gruppen gliedern lassen, in sog. photolabile und photostabile

Reaktionstypen, d. h. in Pflanzen, deren Farbstoffeinrichtung gegen Strahlungseinwirkungen empfindlich ist und solche, die verhältnismäßig resistent sind, ist nun im folgenden auf ihre Gültigkeit beim grünen Rindenparenchym der Sprosse überprüft worden.

In Vorversuchen hatte sich gezeigt, daß die Blätter gelber Varietäten von *Fagus silvatica* im Juni und August auf der Südsonnenseite erheblich weniger Chlorophyll aufwiesen als diejenigen aus dem Innern des Baumes. Es lag somit die Vermutung nahe, daß es sich hierbei um Vertreter des photolabilen Reaktionstyps handeln müßte. In der Tat ergaben die Chlorophyllanalysen der Blätter aus verschiedenen Expositionen einen entsprechend ihrem Lichtgenuß deutlich abgestuften Chlorophyllgehalt (Tabelle 1). Da die Blätter ein und demselben Baum ent-

Tabelle 1. *Relative Chlorophyllgehalte von Blättern und Sproßrinden einer Aureaform von Fagus silvatica in verschiedenen Lichtfeldern.*

Lichtfeld	Ost-Sonne	Süd-Sonne	West-Sonne	Blau-Schatten Nord	Grün-Schatten
Blätter	38	26	29	49	100
Rinde	—	54	86	96	100

nommen sind, so muß bei gleichem Erbgut und gleichen Ernährungsbedingungen dieser Befund allein als eine Folge der unterschiedlichen Lichteinwirkung angesehen werden.

Wie liegen nun die Verhältnisse beim grünen Rindenparenchym der Sprosse? Grundsätzlich finden wir das gleiche. Zwar sind die Depressionen in der Sonne nicht so stark ausgeprägt, doch kommt auch hier die photolabile Struktur durch die Abstufung des Chlorophyllgehaltes deutlich zum Ausdruck.

Was den anatomischen Bau der Sproßrinden anbetrifft, so ist in Analogie zu den Blättern bei den Sonnensprossen eine stärkere Ausbildung des Assimilationsparenchyms festzustellen. Vielfach liegen aber auch mehr oder weniger große Schwankungen sowohl in der Anordnung der Zellen als auch in der Färbung der Chloroplasten vor. Die Plastiden der äußeren Zellreihen sind meist intensiver grün gefärbt als die mehr zentral gelegenen, die oftmals besonders in den Parenchymzellen der Markstrahlen nur mehr als gelbliche Chromoplasten in Erscheinung treten. Interessant war das Auftreten eines rein grünen Zweiges an einem „Aureabaum" von *Fagus silvatica* mitten unter den übrigen Zweigen mit gelben Blättern. Die Farbe der Blätter dieses Zweiges war zwar etwas heller als die der danebenstehenden normalgrünen Form, hob sich aber deutlich von den angrenzenden, ebenfalls in der Sonne stehenden Aureablättern des gleichen Baumes ab. Diese Erscheinung

eines sog. Rückschlages in die chlorophyllreiche Stammform ist bereits bei Blättern der Goldrüster von MONTFORT (1948) beschrieben worden.

Die Pigmentextrakte der Gesamtrinde gleich dicker und gleich langer Sproßstücke ergaben die in Abb. 2A dargestellten Verhältnisse. Wie aus dem Farbton der Blätter bereits ersichtlich war, ließ sich trotz gleicher Lichtexposition und gleichen Ernährungsbedingungen ein augenscheinlicher Unterschied auch im Chlorophyllgehalt der Sproßrinde feststellen, der in einer Depression von 100 zu 64 zum Ausdruck kommt.

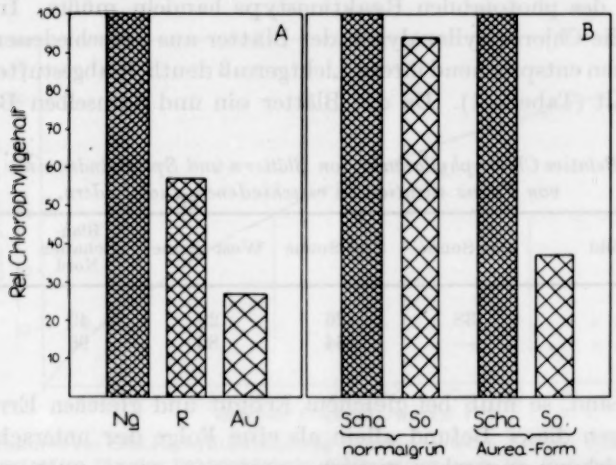


Abb. 2 A u. B. Relative Chlorophyllgehalte, A der Gesamtrinde je eines Zweigstückes einer normalgrünen Buche (*Ng*), eines Rückschlagzweiges (*R*) und eines Aureazweiges (*Au*) gleichen Lichtfeldes; B von Sonnen- und Schattenflanke einer normalgrünen- und einer Aurea-Buche.

Würde man hierbei die Flanken der betreffenden Zweige miteinander verglichen haben, so wäre der Farbstoffmangel des Aureazweiges noch eklatanter zutage getreten.

Ein Vergleich einer normalgrünen mit einer Aureaform von *Fagus silvatica* soll den Grad der Labilität der Farbstoffeinrichtung noch weiter präzisieren (Abb. 2B). Aus der Rinde senkrecht gewachsener 3jähriger Zweige wurden im Juli 1948 von Süd- und Nordflanke der beiden Formen gleiche Rindenflächen ausgestanzt. Die Chlorophyllanalyse ergab bei der normalgrünen Buche gleichen Standorts zwischen Sonnen- und Schattenseite einen Unterschied von nur 8%, während die Aureaform einen solchen von 64% aufwies. Daß es sich tatsächlich hier um eine Hemmung der Farbstoffausbildung durch Strahlungseinflüsse handelt, konnten eine Reihe von Versuchen mit experimenteller Beeinflussung des Lichtfeldes am natürlichen Standort bestätigen.

Die Versuche wurden so angesetzt, daß synchron Proben von Süd- und Nordflanke eines glatten Stammabschnittes, jeweils von einem freiexponierten und einem mit einer die kurzwellige Strahlung abschirmenden Filterfolie bedeckten Teil ent-

nommen werden konnten. Als Filter wurde die handelsübliche Ultraphanfilterfolie benutzt, die zum Schutze der Schaufensterauslagen vor Sonnenlicht Verwendung findet. Die Folie, die etwa in der Absorption dem SCHOTTschen Farbfilter GG 11 entspricht, zeigte keine meßbaren Durchlässigkeitsänderungen durch Sonnen- und Regeneinwirkung während des Untersuchungszeitraumes. Die Proben wurden jeweils an korrespondierenden Stellen in der Richtung von unten nach oben ausgestanzt.

Bei photostabilen, lichtbedürftigen Reaktionstypen wie beispielsweise *Populus pyramidalis* findet sich auf der Südflanke der Sprosse

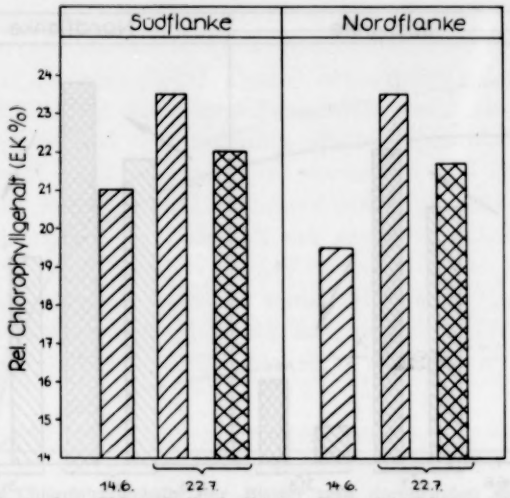


Abb. 3. Ausbildung der Chlorophyllgehalte in Gesamtstrahlung (einfach schraffiert) gegenüber langwelliger Strahlung des Sonnenlichtes (doppelt schraffiert) in der Rinde von *Populus pyramidalis*.

im grünen Rindenparenchym mehr Chlorophyll als auf der Nordflanke. Abb. 3 zeigt, daß vom 14. 6. bis 22. 7. 48 auf der besonnten Seite eine Zunahme des Farbstoffes um 12% beobachtet werden konnte. Vergleichen wir den Pigmentgehalt der freiexponierten Stelle mit dem der filterbedeckten, so haben wir unter dem Ultraphanfilter eine Hemmung der Chlorophyllbildung. In einem extremen Falle konnte sogar eine Depression von 30% unter dem Filter gemessen werden. Die Befunde an *Populus pyramidalis* decken sich mit denen an anderen photostabilen Typen, wie *Castanea vesca* und *Betula verrucosa*, gewonnenen Ergebnissen.

Zur Charakterisierung der Reaktionsweise der photolabilen Typen soll hier wiederum die „Aurea"-Buche dienen (Abb. 4). Eine Abschirmung der kurzwelligen und Abschwächung der langwelligen Strahlung am 16. 6. 48 führt bis zum 11. 7. 48 zu einer verstärkten Ausbildung der grünen Farbstoffe unter dem Filter. Der hierauffolgende Abfall der Chlorophyllkonzentration ist nicht mehr lichtabhängig, sondern entspricht dem in

Abschnitt VI beschriebenen Abbau der Pigmente innerhalb der Jahresrhythmik.

Alle diese Ergebnisse zeigen, daß die in bezug auf die Strahlungsresistenz der Blätter gewonnenen Erkenntnisse auch bis zu einem gewissen Grade auf das grüne Rindenparenchym der Sprosse auszudehnen sind. Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß die Ausbildung der Korkschicht und deren Färbung bei einzelnen Formen eine Labilität vortäuschen oder eine Depression der Farbstoffkonzentration verhindern

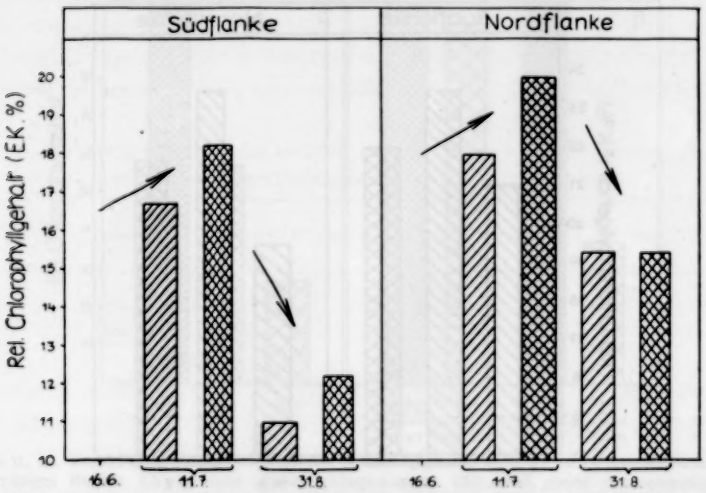


Abb. 4. Ausbildung der Chlorophyllgehalte in Gesamtstrahlung (einfach schraffiert) gegenüber langwelliger Strahlung des Sonnenlichtes (doppelt schraffiert) in der Rinde von *Fagus silvatica*-Aureaform.

kann. Untersuchungen zeigten, daß bei einer Unterschreitung des Lichtoptimums das Rindenparenchym mit einer verminderten Ausbildung des Chlorophylls antwortet, und daß dann das Maximum des Chlorophyllgehaltes sich bei der Exposition einstellt, die dem Lichtoptimum am nächsten kommt.

IV. Licht und Chlorophyllgehalt im Buchenwald.

Der Lichtgenuß als zentrales Problem der Photobiologie ist seit den umfangreichen Untersuchungen WIESNERs (1907) mit einer Reihe weiterer Beiträge einer Klärung nähergeführt worden. Trotzdem harren noch zahlreiche damit im Zusammenhang stehende Fragen der Lösung. So weiß man neben anderen durch die Messungen von EGLE (1937) recht gut Bescheid über die Lichtverhältnisse im Innern des Waldes, allein ihre Beziehungen zum Pigmentgehalt dortiger Pflanzen sind noch nicht genügend erforscht. Daß gerade die Beantwortung dieser Frage für die Kohlensäureassimilation und damit für den Stoffgewinn der

Waldbäume von größter Bedeutung ist, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden.

Nach Egle macht die langwellige Strahlung den Hauptanteil an der Gesamtstrahlung im Waldesinnern aus. Die Pflanzen des dortigen Standortes entnehmen somit ihren Energiegewinn vornehmlich der roten und grünen Strahlung.

Im folgenden sollen die Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Lichtfeld und Chlorophyllgehalt an Blättern und Sprossen in

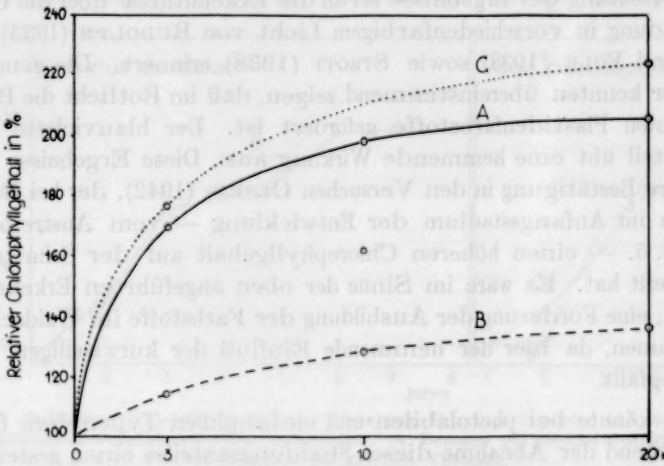


Abb. 5. Relative Chlorophyllgehalte der Blätter und Sproßrinden von *Fagus silvatica* in verschiedener Waldtiefe am 13. 5. 50. A Sproßrinde Oberseite; B Sproßrinde Unterseite; C Blätter. (Alle Werte bezogen auf gleiches Volumen.)

verschiedener Entfernung vom Waldrand aufgezeigt werden. Das Versuchsmaterial wurde aus 3 m Höhe einem etwa 40 Jahre alten Buchenbestand entnommen, dessen Kronen dicht geschlossen waren, so daß der Hauptlichteinfall von dem nach Süden exponierten Waldrand kam. Das Standortlicht setzte sich somit zusammen aus dem relativ geringen Oberlicht und dem direkten und reflektierten Vorderlicht.

Wie aus Abb. 5 hervorgeht, steigt der Chlorophyllgehalt mit größer werdender Entfernung vom Waldrand laufend an. Während die Unterseite der Sprosse entsprechend dem geringeren Unterschiede im Lichtgenuß einen relativ flach verlaufenden Anstieg zeigt, ist die Zunahme des Pigmentgehaltes der Oberseite der Sprosse sowie diejenige der Blätter bereits 3 m nach dem Waldesinnern beträchtlich. Die weitere Entfernung bringt dann nur noch eine geringe Steigerung, da hier das gleichmäßig eingestrahlte Oberlicht maßgeblich den Lichtgenuß bestimmt. Weitere Chlorophyllanalysen an anderen Stellen dieses Waldbestandes ergaben auch zu einem späteren Zeitpunkt (29. 9. 49) die

gleichen Befunde. Was das Verhältnis von Oberseite zu Unterseite betrifft, so zeigt sich, daß die starklichtempfangende Oberseite des Sonnensprosses am Waldrand gegenüber der Unterseite eine Depression im Chlorophyllgehalt von 23% aufwies. Auf der dem Waldesinnern zugewandten Seite des Baumes kehrte sich das Verhältnis um, indem jetzt die Oberseite einen 15% höheren Chlorophyllgehalt hatte. In 20 m Entfernung vom Waldrand betrug dieser Unterschied 25%.

Zur Deutung der Ergebnisse sei an die Erkenntnisse über die Chlorophyllbildung in verschiedenfarbigem Licht von RUDOLPH (1933), SEYBOLD und EGLE (1938) sowie STROTT (1938) erinnert. Die genannten Forscher konnten übereinstimmend zeigen, daß im Rotlicht die Bildung der grünen Plastidenfarbstoffe gefördert ist. Der blauviolette Strahlungsanteil übt eine hemmende Wirkung aus. Diese Ergebnisse finden auch ihre Bestätigung in den Versuchen OLSENS (1942), der bei Buchenblättern im Anfangsstadium der Entwicklung — vom Austreiben bis zum 22. 5. — einen höheren Chlorophyllgehalt auf der Schattenseite festgestellt hat. Es wäre im Sinne der oben angeführten Erkenntnisse möglich, eine Förderung der Ausbildung der Farbstoffe im Waldschatten anzunehmen, da hier der hemmende Einfluß der kurzwelligen Strahlung wegfällt.

Dies könnte bei photolabilen und ombrophilen Typen dazu führen, entsprechend der Abnahme dieses Strahlungsanteiles einen gesteigerten Chlorophyllgehalt auszubilden. Kommen hierzu noch sekundäre Zerstörungen des Chlorophylls im Laufe eines strahlungsreichen Sommers, so muß die Abstufung des Pigmentgehaltes noch deutlicher zum Ausdruck gelangen.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß gerade die Buche eine erhebliche Variationsbreite in der biochemischen Ausgestaltung ihrer Farbstoffeinrichtung besitzt. Versuchsergebnisse berechtigen zu der Behauptung, daß bei Bäumen gleichen Standortes verhältnismäßig photostabile intermediäre und photolabile Reaktionstypen vorkommen können. Wenn man von der Wahl der jeweiligen Bezugsgröße absieht, kann hierin die Ursache der zahlreichen widersprechenden Angaben in der Literatur über den Chlorophyllgehalt von Sonnen- und Schattenblättern der Buche gesehen werden. Alle diese Ergebnisse müssen beim Vergleich unter dem Aspekt der Heterogenität des Untersuchungsmaterials betrachtet werden. Die scheinbaren Widersprüche im Ergebnis der Analysen zeigen wiederum, daß offenbar die konstitutionelle Prägung für die Ausdifferenzierung der biochemischen Eigenschaften der Pflanzen von ausschlaggebender Bedeutung ist, und daß Verallgemeinerungen nur mit der größten Vorsicht vorgenommen werden dürfen.

V. Die Beziehungen zwischen Alter und Chlorophyllgehalt der Sproßrinde.

Für die Bestimmung des Pigmentgehaltes des grünen Rindenparenchyms ist es von größter Wichtigkeit, die Veränderungen zu kennen, die durch den Einfluß des Alters der Sproßteile verursacht sind. So warf sich zu Beginn der Untersuchungen die Frage auf, ob die Farbstoffkonzentration von Sonnen- und Schattenflanken der Internodien der Sprosse als konstant zu betrachten sei oder ob im Verlauf des sekundären Dickenwachstums durch Neuproduktion von chlorophyllhaltigem Ge-

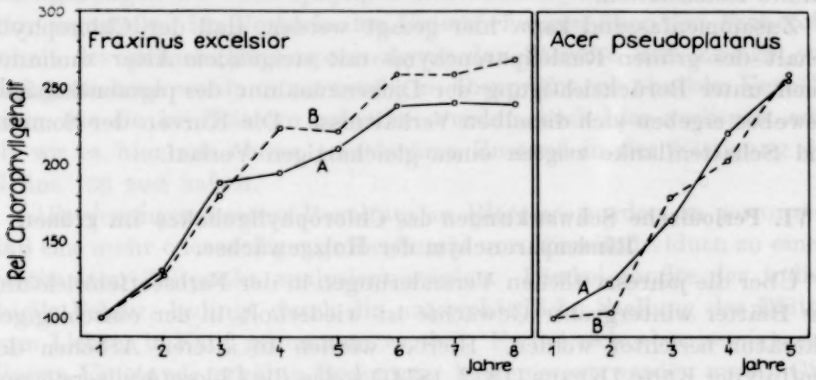


Abb. 6. Relativer Chlorophyllgehalt der Rinde von *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* in verschieden alten Internodien. A Bezogen auf gleiche Oberfläche; B bezogen auf gleiches Volumen.

webe hierin gesetzmäßige Änderungen auftreten würden. Schon allein die jährliche Korkproduktion und die damit verbundene zunehmende Lichtabschirmung ließen Einflüsse auf die Ausgestaltung der Pigmenteinrichtung vermuten.

In der Tat konnte bei verschiedenen untersuchten Objekten jeweils mit zunehmendem Alter eine Vermehrung der Chloroplastenfarbstoffe festgestellt werden.

In Abb. 6 sind die Ergebnisse an *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* dargestellt. Es zeigt sich, daß sowohl bei Bezug auf gleiche Oberfläche als auch auf gleiches Volumen sich dieselben Verhältnisse ergeben. Hierbei erfolgt die Steigerung der Pigmentmenge in den ersten Jahren ziemlich rasch, verläuft aber dann langsamer und kann sogar bei mehreren Altersstufen ausbleiben. Auch bei *Populus tremula* wurden ähnliche Feststellungen gemacht.

Die Zunahme des Chlorophyllgehaltes kann entweder durch Vermehrung oder Vergrößerung der Chloroplasten innerhalb der einzelnen Zellen oder auch durch eine Zunahme des Farbstoffes im Chloroplasten verursacht sein. Anatomische Untersuchungen zeigen, daß es sich hier

in der Hauptsache um eine Zunahme des Chlorophylls in den Plastiden handelt, dergestalt, daß diese eine tiefere Färbung annehmen. Dies steht auch in Übereinstimmung mit den Beobachtungen an wintergrünen Blättern. JÖNSON (1902) findet bei *Buxus sempervirens* in den 3jährigen Blättern ein Maximum an Chlorophyll und STÅLFELT (1927) berichtet, daß er den höchsten Chlorophyllgehalt bei Fichtennadeln erst im 7. Jahrgang angetroffen hat.

Was die Dicke der Korkschicht anbetrifft, so war bei den untersuchten Objekten keine gesetzmäßige, dem Alter entsprechende Zunahme festzustellen.

Zusammenfassend kann hier gesagt werden, daß der Chlorophyllgehalt des grünen Rindenparenchyms mit steigendem Alter zunimmt. Auch unter Berücksichtigung der Dickenzunahme des pigmenthaltigen Gewebes ergeben sich dieselben Verhältnisse. Die Kurven der Sonnen- und Schattenflanke zeigten einen gleichartigen Verlauf.

VI. Periodische Schwankungen des Chlorophyllgehaltes im grünen Rindenparenchym der Holzgewächse.

Über die jahreszeitlichen Veränderungen in der Farbstoffeinrichtung der Blätter wintergrüner Gewächse ist wiederholt in der einschlägigen Literatur berichtet worden. Hierbei werden in älteren Arbeiten der Einfluß der Kälte [KRAUS (1872, 1874)] sowie die Chlorophyllzerstörung durch Lichteinwirkung diskutiert [BATALIN (1874), ASKENASY (1875), HABERLANDT (1876)]. Untersuchungen über die jahreszeitliche Änderung das Farbtones der Blätter hat WIESNER (1907) angestellt. Er beobachtete, daß „die Farbe der sommergrünen Gewächse sich so lange ändert, nämlich die Stärke des Grüns zunimmt, als das Wachstum des Blattes anwährt. Dann tritt ein stationärer Zustand in der Sättigung des Grüns ein, welcher während der normalen Funktion des Blattes sich in der Regel konstant erhält, aber auf zweierlei Weise eine Veränderung erfahren kann: entweder durch zu starke Sonnenbeleuchtung oder durch zu starke Beschattung". Interessant ist die Bemerkung WIESNERS, „daß die wintergrünen Gewächse während der Ruheperiode selbstverständlich an Chlorophyll nicht zunehmen".

Die ersten Angaben über quantitative Messungen des Pigmentgehaltes im Laufe eines Jahres finden wir bei STÅLFELT (1927), der bei Chlorophyllextrakten von *Picea*- und *Pinus*-Nadeln periodische Schwankungen des Chlorophyllgehaltes mit Maxima im Sommer und Winter und Minima im Herbst und Frühjahr nachweisen konnte. Seine Ergebnisse konnten teilweise von ZACHEROWA (1929) und SCHERTZ (1929) bestätigt werden.

Die Untersuchung von STROTT (1938) läßt eine jahreszeitlich gebundene Rhythmik im Chlorophyllgehalt von *Pinus*-Nadeln nicht er-

kennen. Bei Blättern von *Fagus silvatica* jedoch fand er ein Maximum im August. In einer neueren Arbeit kommt Olsen (1942) zu der Überzeugung, daß der Chlorophyllgehalt der Buchenblätter auf Sonnen- und Schattenseite nach dem Austreiben bis Mitte Juni ansteigt, dann aber bis zum Oktober den gleichen Betrag beibehält und erst mit Beginn der herbstlichen Vergilbung wieder abnimmt.

Ein Vergleich aller dieser Ergebnisse zeigt, daß es noch weiterer Untersuchungen bedarf, um diesen erneut problematisch gewordenen Fragenkomplex aufzuklären. Alle bisherigen Versuche über periodische Schwankungen des Chlorophyllgehaltes wurden ausschließlich an Blättern angestellt. Im Verlaufe der Untersuchungen über den Farbstoffgehalt des grünen Rindenparenchyms der Stämme und Zweige von Holzgewächsen wurde es notwendig zu überprüfen, ob ähnliche Verhältnisse, wie sie bei Blättern gefunden wurden, auch hier vorliegen, oder ob wir es hier mit einem „stationären Zustand in der Sättigung des Grüns" zu tun haben.

Alle vorangegangenen Resultate an Blättern wurden so gewonnen, daß eine mehr oder weniger große Anzahl von Einzelindividuen zu einem bestimmten Zeitpunkt analysiert wurden. Hierbei mußte der individuelle Fehler, bedingt durch die unterschiedliche Stellung der Blätter zum Lichte, in Kauf genommen werden. Es hat sich aber gezeigt, daß diesem Umstande erhöhte Bedeutung beigemessen werden muß. Gibt doch die Analyse einer kleineren Anzahl genau ausgesuchter Blätter mit exakt festgelegter Lichtlage ein charakteristischeres Bild von den Reaktionsmöglichkeiten eines Typs als im Sinne der statistischen Methode eine riesige Anzahl ungenau definierter Einzelobjekte [vgl. Montfort (1950)].

Bei der Ermittlung von Zeitkurven des Chlorophyllgehaltes an ein und demselben Blatt treten insofern Schwierigkeiten auf, als die Pigmentmenge an Spitze und Basis zu gleicher Zeit nicht immer denselben Betrag aufweist [vgl. Egle (1937), Strott (1938)]. Im Hinblick auf diese erschwerenden Umstände stellen die Stammrinden geeigneter Holzgewächse bei gleicher Fragestellung ein aussichtsreicheres Untersuchungsmaterial dar, da hier mit gleichbleibender Exposition und gleichem Ausgangschlorophyllgehalt gerechnet werden kann.

Die Proben von Süd- und Nordflanke wurden aus einem fehlerfreien Stammabschnitt in der Richtung von unten nach oben jeweils zur selben Tageszeit an einem bestimmten Tag eines jeden Monats ausgestanzt. Gegen die mehrmalige Probeentnahme innerhalb eines Monats, die in jedem Falle wünschenswert erschien, sprach die nur begrenzt zur Verfügung stehende einwandfreie Rindenfläche. Kam es doch darauf an, von allen Monaten des Jahres entsprechende Proben zu bekommen. Durch Vorversuche wurde die Anwendbarkeit der Methode überprüft, indem die für die Untersuchung benötigte Fläche auf die Konstanz ihres Chlorophyllgehaltes hin untersucht wurde. Der hieraus ermittelte Fehler lag innerhalb der Fehlergrenze der Meßmethode.

Was die Anlage der Stanzreihe anbetrifft, so muß gesagt werden, daß der Entscheid, hierbei von unten nach oben vorzugehen, der Überlegung entsprang, möglichst nicht die Ernährung der Zellen durch Unterbindung des Assimilatestromes zu gefährden. Eine Stauung der Assimilate mit der oftmals damit verbundenen Hypertrophie des Gewebes wurde nicht beobachtet. Da die Proben am Kambium abrissen, wurden die der Wasserzufuhr dienenden äußeren Gefäße des Holzkörpers nicht beeinträchtigt. Bezugsgröße: Oberfläche bei jeweils gleicher Dicke des Assimilationsparenchyms, also auch gleichzeitig Volumen.

1. Fraxinus excelsior.

In zahlreichen Vorproben, die zur Orientierung über die Ausgestaltung der Farbstoffeinrichtung von Sonnen- und Schattenflanke bei

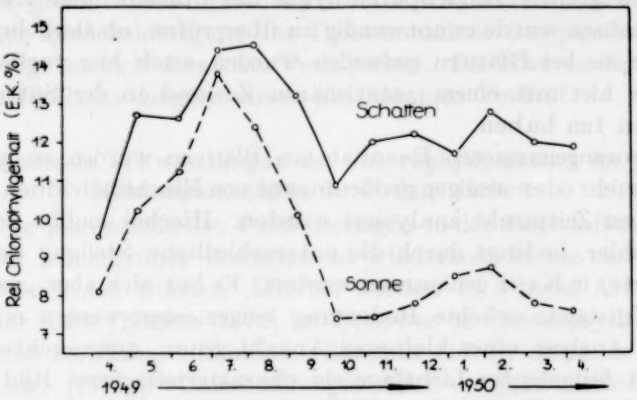


Abb. 7. Schwankungen des Chlorophyllgehaltes von Sonnen- und Schattenflanke der Stammrinde von *Fraxinus excelsior* innerhalb eines Jahres.

Stämmen von *Fraxinus excelsior* dienten, wurde festgestellt, daß im allgemeinen die *Nord*flanke *mehr* Chlorophyll je Flächen- und Volumeneinheit enthielt als die besonnte Südflanke. Es mußte nun überprüft werden, ob die Depression auf der Lichtseite das ganze Jahr über anzutreffen sei, oder ob im Sinne der photolabilen Struktur bestimmter Pflanzen nur im sommerlichen Starklicht eine Hemmung oder gar Zerstörung des vorhandenen Farbstoffes stattfindet. Wenn diese Annahme zutreffend wäre, so könnte, wenn überhaupt eine Chlorophyllneubildung im Herbst, Winter und Frühjahr möglich ist, sich dies entsprechend der zuträglicheren Strahlungsbedingungen in einer offensichtlichen Überschneidung der Kurven äußern.

In Abb. 7 sind die Ergebnisse jeweils gleichzeitiger Analysen von Süd- und Nordflanke einer der untersuchten 12—15jährigen Eschen dargestellt. Die Kurve zeigt einen fortlaufenden Anstieg des Chlorophyllgehaltes bis zum Juli und sodann wieder einen ebensolchen Abfall mit einem Minimum im Oktober. In den Wintermonaten treten

Schwankungen auf, deren Gesamttendenz offenbar auf ein zweites Maximum hindeutet, das jedoch bezüglich seiner Höhe weit hinter dem Sommermaximum zurückbleibt. Der Vergleich von Sonnen- und Schattenflanke desselben Baumes zeigt, daß nicht immer eine genaue Parallelität im zeitlichen Verlauf der beiden Kurven zu bestehen braucht. Die periodischen Schwankungen treten jedoch auf der Seite maximaler Lichteinstrahlung am stärksten in Erscheinung. Der prozentuale Anstieg zum Sommermaximum beträgt von April bis Juli in der Sonne 70%, gegenüber einer Zunahme von 53% auf der Nordflanke.

Daß in der zeitlichen Lage der Maxima und Minima bei den einzelnen Individuen eines Reaktionstyps Verschiebungen auftreten können, ist durch die Möglichkeit der verschiedenen Einwirkungen der Umweltfaktoren leicht verständlich. Auch STÅLFELT (1927) fand derartige Verhältnisse. Die oftmals höhere Lage des Endpunktes der Periode steht in Übereinstimmung mit den Ergebnissen über die Abhängigkeit des Chlorophyllgehaltes vom Alter der Sprosse, die mit fortschreitendem Alter eine Zunahme des Chlorophyllgehaltes gezeigt haben.

2. Populus tremula.

Konnte in fast allen untersuchten Bäumen von *Fraxinus excelsior* im Chlorophyllgehalt der Rinde eine *Depression* in der Sonne festgestellt werden, so fand sich bei *Populus tremula* in der Regel *mehr* Chlorophyll auf der *Sonnen*flanke. Da in der Ausbildung der Korkschicht im Prinzip keine Unterschiede zu finden waren, so muß offenbar in bezug auf das Assimilationsparenchym der Rinde ein anderer Reaktionstyp vorliegen.

Wie aus den Kurven (Abb. 8) der periodischen Schwankungen des Farbstoffgehaltes zu ersehen ist, sind die Reaktionsweisen von Süd- und Nordflanke scharf voneinander geschieden. Überblicken wir den Gesamtverlauf der beiden Kurven, so erkennen wir, daß sich auf den Südflanken wieder das Maximum des Chlorophyllgehaltes im Sommer einfindet, allein die Schattenflanken lassen eine abweichende Reaktion erkennen.

3. Betula verrucosa.

Um die Frage zu klären, ob bei solchen Objekten, bei denen bereits Borkenbildung stattgefunden hat, noch periodische Schwankungen des Chlorophyllgehaltes im grünen Rindenparenchym auftreten, wurde als weiteres Untersuchungsobjekt *Betula verrucosa* herangezogen.

Es ist verständlich, daß bei stärkerer Borkenbildung, wenn dann überhaupt noch grüne Parenchymzellen anzutreffen sind, diese in ihrer Aufeinanderfolge und besonders ihrem Farbstoffgehalt durch den unterschiedlichen Lichtzutritt erheblichen Unregelmäßigkeiten unterworfen sind. Somit dürfen dort keine vergleichbaren Analysenresultate zu

erwarten sein. Aus diesem Grunde konnten nur solche Objekte in Frage kommen, bei denen entweder noch keine wesentlichen Zerklüftungen der Korkschicht stattgefunden haben oder wo wir es mit gleichmäßiger

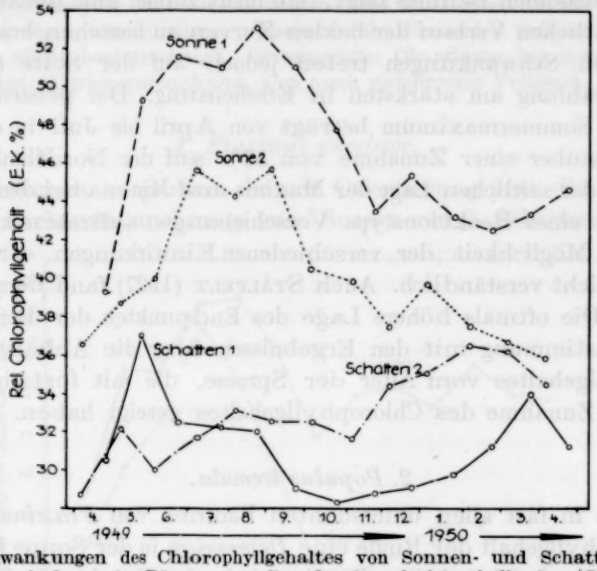


Abb. 8. Schwankungen des Chlorophyllgehaltes von Sonnen- und Schattenflanke der Stammrinde zweier Bäume von *Populus tremula* innerhalb eines Jahres.

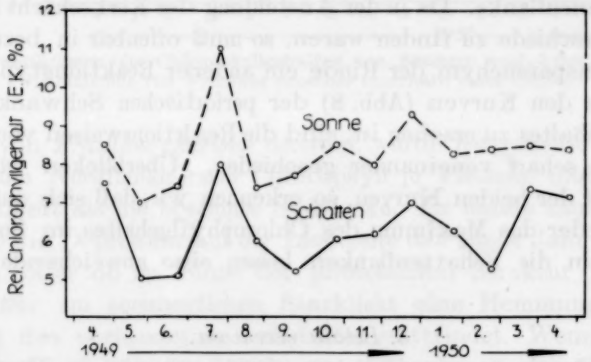


Abb. 9. Schwankungen des Chlorophyllgehaltes von Sonnen- und Schattenflanke der Stammrinde von *Betula verrucosa* innerhalb eines Jahres.

Ausbildung der Borke, wie etwa bei der Ringelborke, zu tun haben. Bei *Betula verrucosa* trat als erschwerender Umstand die Lentizellenbildung hinzu, so daß stets darauf geachtet werden mußte, daß möglichst immer die gleiche Anzahl Lentizellen in einer Probe enthalten war.

Trotz aller dieser im ersten Moment bedenklich erscheinenden Voraussetzungen einer exakten Analyse ist auch hier die zum Vorschein kommende Rhythmik unverkennbar. Im großen und ganzen wurde bei

Sonnen- und Schattenflanke ein gleichartiger Kurvenverlauf gefunden. Schon allein diese Tatsache zeigt die Brauchbarkeit des Materials und der Methode.

Das sommerliche Maximum beschränkt sich ausschließlich auf Juli, während das Wintermaximum hier auf Dezember zu liegen kommt. Auch bei *Betula verrucosa* weist das Auftreten der Maxima grundsätzlich dieselbe Tendenz auf, wie sie bereits vorher vorgeführt werden konnte.

4. Tilia cordata.

Ein Vorversuch über die Konstanz des Chlorophyllgehaltes der Rinde innerhalb eines bestimmten Stammabschnittes bei *Tilia cordata*, der ebenfalls brauchbare Werte zeitigte, gab Veranlassung dazu, die Untersuchungen über die periodischen Veränderungen des Pigmentgehaltes während eines Jahres auch auf dieses Objekt auszudehnen. Es sollen hier als Auswahl die Ergebnisse zweier Bäume gleichen Standortes aufgezeigt werden, von denen der eine auf der Südflanke gut besonnt war, während der andere sich im tiefen Grünschatten der umstehenden Bäume und Sträucher befand. Die äußersten Teile der Rinde waren bereits leicht zerklüftet, doch war das Assimilationsparenchym davon noch nicht in Mitleidenschaft gezogen.

Betrachten wir wiederum die Kardinalpunkte der Kurven. Der fortlaufende Anstieg des Chlorophyllgehaltes auf der Sonnenflanke zum Sommer hin in Abb. 10 deckt sich sehr schön mit den bisherigen Ergebnissen. Das Wintermaximum erscheint jedoch verwischt. Die Kurve der Schattenflanke läßt die Maxima deutlicher hervortreten.

In charakteristischer Weise gibt die Kurve des Grünschattenexemplares (Abb. 10, 2) die allgemeine Periodizität wieder. Die Depression des Chlorophyllgehaltes während der Monate August bis November, die in die Zeit der herbstlichen Vergilbung der Blattchloroplasten fällt, deutet offenbar hier auf ein Ruhestadium in der Chlorophyllbildung in den Rindenchloroplasten hin, das erst mit vollendetem Laubfall im November beendet ist. Auch die Kurve der Schattenflanke (Abb. 10, 1) zeigt ähnliche Verhältnisse.

Was die typologische Klassifizierung von *Tilia cordata* anbetrifft, so kann nach den gefundenen Ergebnissen gesagt werden, daß es sich, da die Sonnenflanke grundsätzlich mehr Chlorophyll enthielt als die Schattenflanke, hier um einen Vertreter der photostabilen Reaktionstypen handelt. Es wäre jedoch auch denkbar, daß nur eine scheinbare Photostabilität besteht. Zeigt doch die anatomische Untersuchung, daß die Korkschicht sehr stark bräunlich gefärbt ist, was zweifellos eine erhebliche Verminderung der Lichtzufuhr zur Folge hat. Für die Beurteilung der konstitutionell geprägten Strahlungsresistenz der Farb-

stoffeinrichtung muß die Frage der Filterwirkung von „Schutzschichten" immer im Vordergrund stehen.

Die Tatsache einer zu starken Beschattung und die daraus resultierende Reaktion des Pigmentapparates läßt sich auch aus der Lage der Maxima der Kurve studieren. Vergleicht man das Sommer- mit dem Wintermaximum auf der Schattenseite bei Baum 1 und bei dem Grünschattenexemplar 2, so findet man den höchsten Chlorophyllgehalt beim Wintermaximum. Es müssen also während des Sommers offenbar ungünstigere Lichtverhältnisse vorgelegen haben. Wenn man

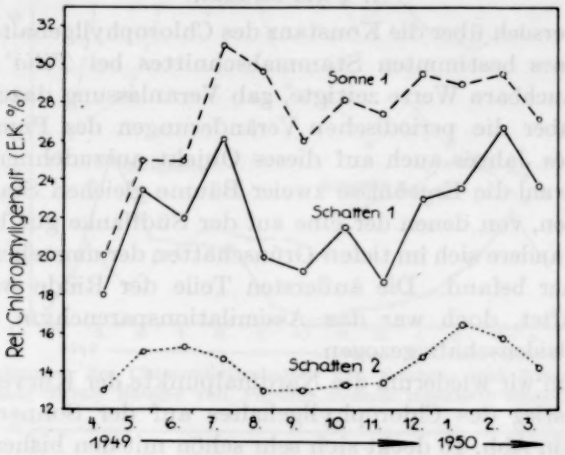


Abb. 10. Schwankungen des Chlorophyllgehaltes von *Tilia cordata* innerhalb eines Jahres; 1 von Sonnen- und Schattenflanke der Stammrinde eines freistehenden besonnten Exemplares; 2 von einem Grünschattenexemplar gleichen Standortes.

bedenkt, daß durch den Lichtschirm der eigenen Blätter des Baumes und den der umstehenden Bäume und Sträucher nur noch ein verschwindend geringer Prozentsatz Licht hindurchgelassen wurde, so ist nicht mehr verwunderlich, daß beim Fortfall des Laubes im Winter mehr Chlorophyll ausgebildet wurde als im Sommer.

Alle diese Ergebnisse lassen die Empfindlichkeit der Reaktionsweise der Farbstoffeinrichtung deutlich hervortreten. Sie zeigen weiterhin, welche ausschlaggebende Rolle der Lichtgenuß hierbei spielt. Ist doch die Ausbildung des assimilatorisch wirksamen Pigmentapparates in Verbindung mit dem Energielieferanten Licht entscheidend für den Stoffgewinn und damit für das Leben der Pflanzen überhaupt. Inwieweit hieran auch das Assimilationsparenchym der Rinde beteiligt ist, müssen weitere Untersuchungen lehren.

VII. Diskussion der Ergebnisse.

Entsprechend den Erkenntnissen von der konstitutionell geprägten Labilität bzw. Stabilität der Farbstoffeinrichtung der Pflanzen zeigten

die Blätter eine abgestufte Resistenz gegenüber Strahlungseinflüssen. Ähnliche Verhältnisse dürften auch bei den Sproßrinden vorliegen. Obwohl es denkbar wäre, daß eine zu starke Besonnung wie bei den Blättern eine Zerstörung des Pigmentes verursachen könnte, wenn die hierfür günstigen histologischen Bedingungen gegeben sein würden, so weist doch die grundsätzliche Reaktion der Sproßrinden darauf hin, daß für die Erklärung der unterschiedlichen Ausgestaltung mit grünen Pigmenten entwicklungsphysiologische Gesichtspunkte in den Vordergrund treten müssen. Demgemäß müßte die Belichtung bei der Bildung der Farbstoffe entsprechend der konstitutionellen Prägung im Sinne einer Förderung oder Hemmung als begrenzender Faktor wirken.

Die Versuche mit experimenteller Beeinflussung des Lichtfeldes haben gezeigt, daß je nach der wahrscheinlich erblich fixierten Reaktionsweise das Rindengewebe bei Ausschaltung bestimmter Strahlungsbereiche und damit verbundener Abschwächung der Gesamtstrahlung mit einer vermehrten oder gehemmten Bildung der Farbstoffe antwortet.

Hiervon unabhängig sind die periodischen Schwankungen des Chlorophyllgehaltes innerhalb eines Jahres. Die Resultate der eigenen Untersuchungen an Stammrinden stehen im Einklang mit den Befunden Stalfelts (1927), die jahreszeitliche periodische Schwankungen mit Maxima im Sommer und Winter und Minima im Herbst und Frühjahr bei *Picea*- und *Pinus*-Nadeln gezeigt haben. Die zeitliche Lage des Sommermaximums differiert jedoch. Während Stålfelt den höchsten Chlorophyllgehalt im Mai und Juni findet, zeigen die eigenen Untersuchungen denselben durchweg zur Zeit der stärksten Strahlung im Juli/August. Auch tritt das Wintermaximum im Chlorophyllgehalt der Rinde nicht so eklatant in Erscheinung; in fast allen Fällen ist offenbar ein solches vorhanden, wenn es auch manchmal nur mehr angedeutet ist. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Schwankungen auf der Sonnenflanke quantitativ viel stärker in Erscheinung treten als auf der Schattenflanke. Dies deutet daraufhin, daß die Sonnenstrahlung hier einen maßgeblichen Einfluß ausübt. Ein Vergleich mit den meteorologischen Daten (Abb. 11) zeigt, daß das Maximum der Sonnenscheindauer und der Temperatur mit dem des Chlorophyllgehaltes im Sommer im wesentlichen übereinstimmt. Korrelative Beziehungen zum Wintermaximum sind jedoch hieraus nicht abzuleiten.

Nach den Ergebnissen Stålfelts hätte man, da der Pigmentgehalt der Nadeln in den Monaten der hochsommerlichen Strahlung bereits wieder abgenommen hat, annehmen können, es handle sich hier um eine Zerstörung des Chlorophylls in Verbindung mit mangelnder Neubildung des Farbstoffes. Wollte man die Depression im Herbst als eine Nachwirkung der vorausgegangenen Zerstörung ansehen, so wäre zwar das Maximum im Winter, von der Kältewirkung abgesehen, als Folge

günstiger Lichtverhältnisse zu deuten, allein das zweite Minimum im Frühjahr läßt sich in dieser Weise nicht erklären.

Aus all den aufgezeigten Ergebnissen muß geschlossen werden, daß die jahreszeitliche Periodizität des Chlorophyllgehaltes der wintergrünen Gewebe der Pflanzen nicht unmittelbar auf klimatische Faktoren zurückgeführt werden kann. Zeigen doch auch die Untersuchungen STÅLFELTs, die unter den andersartigen klimatischen Bedingungen Schwedens ausgeführt wurden, daß *keine Parallelität* zwischen den meteorologischen Daten und der Rhythmik des Chlorophyllgehaltes besteht. Der in qualitativer Hinsicht ähnliche Verlauf der verschiedensten Objekte läßt die Vermutung aufkommen, daß es vorwiegend *endogene* Faktoren sind, die zu der Erscheinung der Periodizität Anlaß geben. In welchem Maße diese endogene Rhythmik von äußeren Einflüssen geleitet wird, bleibt der weiteren Erforschung der Periodizität vorbehalten.

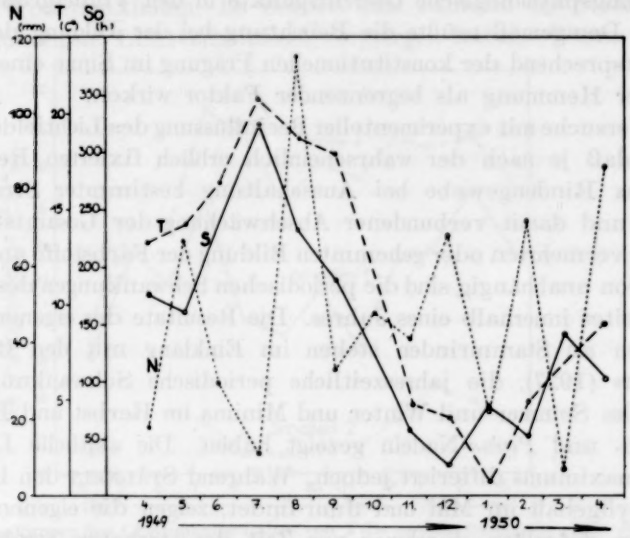


Abb. 11. Monatsmittelwerte der Temperatur (*T*), Sonnenscheindauer in Stunden (*So*) und Niederschlagssumme der Untersuchungsmonate in Frankfurt a. M.

VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

In einer vergleichenden Untersuchung sollten die Beziehungen zwischen Lichtfeld und Chlorophyllgehalt bei Holzgewächsen unter besonderer Berücksichtigung der Sproßrinden aufgedeckt werden. Die wichtigsten Ergebnisse können in folgenden Punkten zusammengefaßt werden:

1. Der Chlorophyllgehalt der Blätter und Sproßrinden weist nach Maßgabe der Strahlungsresistenz und des Lichtgenusses der Pflanzen deutliche Abstufungen auf.

2. Die ombrophile und photolabile Struktur der Farbstoffeinrichtung von *Fagus silvatica* konnte durch Versuche in einem Waldbestand bewiesen werden. Es zeigte sich, daß mit steigender Entfernung vom besonnten Waldrand bei Abnahme der Lichtstärke der Chlorophyllgehalt der Blätter und Sproßrinden kontinuierlich zunimmt.

Der Chlorophyllgehalt der Oberseite der Sonnensprosse weist gegenüber dem der Unterseite eine Depression auf, die bei Abnahme der Lichtstärke ins Gegenteil gekehrt wird.

Die Widersprüche in der Literatur über den Chlorophyllgehalt der Sonnen- und Schattenblätter der Buche lassen sich einmal auf die verschiedene Auswahl der Sonnenblätter, zum anderen auf die genetische Verschiedenheit des Untersuchungsmaterials bzw. des Reaktionstypus zurückführen.

3. Bei Ausschaltung des kurzwelligen und Abschwächung des langwelligen Strahlungsanteils der Sonne wurde die Chlorophyllbildung im grünen Rindenparenchym der Sprosse bei photolabilen Reaktionstypen gefördert, bei photostabilen gehemmt.

4. Der Chlorophyllgehalt der Rinde nimmt mit steigendem Alter auf Sonnen- und Schattenflanke sowohl bei Bezug auf gleiche Oberfläche als auch bei Bezug auf gleiches Volumen gleichartig zu.

5. Der Chlorophyllgehalt der Rinde weist jahreszeitliche periodische Schwankungen auf. Es ergeben sich Maxima im Sommer und Winter und Minima im Herbst und Frühjahr. Die Schwankungen treten in bezug auf das Sommermaximum auf der Sonnenflanke quantitativ am stärksten in Erscheinung.

Die Periodizität des Chlorophyllgehaltes läßt sich nicht auf eine Klimarhythmik zurückführen. Vielmehr muß eine endogene Rhythmik der biochemischen Ausgestaltung der Plastiden vorliegen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen denjenigen zu danken, die zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. C. Montfort für die Überlassung des Themas und die wertvollen Anregungen, sowie Herrn Prof. Dr. K. Egle und den Herren der Klimaleitstelle des Wetteramtes Frankfurt a. M. für ihre freundliche Unterstützung.

Literatur.

Askenasy, E.: Über die Zerstörung des Chlorophylls lebender Pflanzen durch das Licht. Bot. Ztg **33** (1875). — Batalin, A.: Über die Zerstörung des Chlorophylls in den lebenden Organen. Bot. Ztg **32** (1874). — Egle, K.: Zur Kenntnis des Lichtfeldes und der Blattfarbstoffe. Planta (Berl.) **26**, 546 (1937). — Farenholtz, H. Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen. Beih. bot. Cbl., Abt. I. **31** (1913). — Godnew u. Kalischewicz: Die quantitative Bestimmung des Chlorophylls vermittels des lichtelektrischen Kolorimetersvon Lange. Planta (Berl.) **25**, 194 (1936).— Haberlandt, G.: Untersuchungen über die Winterfärbung ausdauernder Blätter. Sitzgsber. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Ki. Abt. I, **73** (1876). — Jönson, B.: Färbbestämningar för klorofyllet hos skilda

växtformer. Bihang till k. svensk. Vetenkaps Akad. Handlingar **28**, Nr 8 (1902). — KEYSSNER u. TAUBÖCK: In G. KLEIN, Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. IV. Wien 1933. — KRAUS, G.: Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse. Sitzgsber. der phys.-med. Soc. in Erlangen. Bot. Ztg **30** (1872). — LANGE, B.: Über ein neues lichtelektrisches Kolorimeter. Chem. Fabrik **7**, 45 (1934). — LÄMMERMAYR, L.: Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. I, **110** (1901). — MONTFORT, C.: Lichtlähmung und Lichtbleichung bei Wasserpflanzen. Planta (Berl.) **32**, 121 (1941). — Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reaktionstypen. Natur u. Volk **78**, H. 7/9 (1948). — MONTFORT u. ZÖLLNER: Beständigkeit und Zerstörung des Chlorophylls im Blatt. Bot. Archiv **43**, 393 (1942). — Photochemische Wirkungen des Höhenklimas auf die Chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel- und Hochgebirge. Z. Naturforsch. **5b**, H. 4 (1950). — NILSON, A.: Das Assimilationssystem des Stammes. Bot. Cbl. **27** (1886). — OLSEN, C.: On the chlorophyll content of sun leaves and shade leaves of beech. C. r. Trav. Lab. Carlsberg, Sér. chim. **24**, 99 (1942).— PICK, H.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Cbl. **11** (1882). — RUDOLPH, H.: Über die Einwirkung des farbigen Lichtes auf die Entstehung der Chloroplastenfarbstoffe. Planta (Berl.) **21**, 104 (1934). — SCHERTZ, F. M.: Seasonal variation of chloroplast pigments in several plants of the Mall at Washington. Plant Physiol. **4**, 135 (1929). — SEYBOLD u. EGLE: Lichtfeld und Blattfarbstoffe. I. Planta (Berl.) **26**, 491 (1937). — Lichtfeld und Blattfarbstoffe. II. Planta (Berl.) **28**, 87 (1938). — STÄLFELT, M. G.: Periodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt wintergrüner Pflanzen. Z. Biol., Abt. E **4** (1927). — STROTT, A.: Der Einfluß der Umweltbedingungen auf die Ausbildung der Chloroplastenfarbstoffe. Jb. Bot. **86**, 1 (1938). — URSPRUNG, A.: Untersuchungen über das excentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. Beih. bot. Cbl. **19**, 1 (1906). — WIESNER, J.: Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers in Folge der Lage. Ber. dtsch. bot. Ges. **10** (1892). — Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907. — ZACHAROWA, T. M.: Über den Gasstoffwechsel der Nadelholzpflanzen im Winter. Planta (Berl.) **8** (1929). — ZELLER, A.: Untersuchungen über Chlorophyllgehalt, Trockengewicht und Aschengehalt in Abhängigkeit von Seehöhe und Jahreszeit. Beih. bot. Cbl., Abt. A, **54**, 19 (1935).

Dr. WALTER SCHENK, Frankfurt a. M., Botanisches Institut der Universität, Senckenberg-Anlage 27.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Angewandte Radioaktivität

Von **K. E. Zimen,** Vorstand des Instituts für Kernchemie, Chalmers Technische Hochschule, Göteborg / Schweden. Mit 45 Textabbildungen und einer Tafel. VIII, 124 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 18.80

Inhaltsübersicht: Einleitung. Die Ausnutzung der Atomenergie. — **1. Grundlagen.** Einige grundlegende Begriffe und Kerneigenschaften. — Natürliche und künstliche Radioaktivität. — Energetik radioaktiver Umwandlungen. — Geschwindigkeit von Kernumwandlungen: Einfache Umwandlung. Langlebige Muttersubstanz. Relativ kurzlebige Muttersubstanz. Mutter- und Tochtersubstanz mit ähnlichen Halbwertszeiten. — Alpha-Strahler: α-Umwandlung. α-Absorption. — Beta-Strahler: β-Umwandlung. β-Absorption. — Gamma-Strahlung: Ursprung der γ-Strahlung; Isomerie; innere Umwandlung. γ-Absorption. — Einheiten für Radioaktivität. — Kernreaktionen: Grundlegendes über Kernreaktionen. Energetik von Kernreaktionen. Ausbeute bei Kernreaktionen. — **2. Anwendungen.** Die Isotopenmethoden: Die prinzipiellen Möglichkeiten. Radioaktive Strahlenquellen. Radioaktive Leitisotope. — Radioisotope in der Biologie und Medizin: Isotopentherapie und Strahlenbiologie. Leitisotope in der Diagnostik und Biologie. — Radioisotope in der Chemie und Physik: Radioaktive Strahlenquellen in der Chemie und Physik. Leitisotope in der Chemie und Physik. — Radioisotope in der Technik und Industrie: Radioaktive Strahlenquellen in der Technik und Industrie. Leitisotope in der Technik und Industrie. — **3. Tabellen zur Isotopentechnik.** Mathematische Tabellen: Oft gebrauchte Daten und Konstanten. Umrechnungstabelle für verschiedene Energieeinheiten. Die Funktionen exp (—λt) und 1 —exp (—λt). Multiplikationstabelle für Untersetzung 1:64. — Leitisotoptabellen: Alphabetisches Verzeichnis der Leitisotope. Strahlungseigenschaften und Bezugsquellen von Leitisotopen. Einige reine β-Strahler. Einige wichtige γ-Strahler. — Tabellen zum Strahlenschutz: Einheiten für Strahlendosen. Toleranzdosen. Abschirmung von β- und γ-Strahlung. — Literaturhinweise. — Literaturzitate. — Namen- und Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Grundriß der Botanik

Von Dr. **Otto Stocker,** Professor der Botanik an der Technischen Hochschule Darmstadt. Mit 303 Abbildungen. VIII, 264 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 16.80

Aus den Besprechungen: Die letzten Jahre haben zwar eine Reihe von ausführlichen Lehrbüchern der Botanik gebracht, ein moderner Grundriß, der den Stoff im Umfang eines Nebenfaches (also für Pharmazeuten, Mediziner, Land- und Forstwirt usw.) bringt, fehlte jedoch bislang. Diese Lücke füllt nun STOCKERs „Grundriß" in einer Weise aus, die — wie gleich bemerkt sei — kaum Wünsche offen läßt. ....Die meisterhafte und souveräne Art der Darstellung wird wohl am besten dadurch beleuchtet, daß das Kapitel über die Photosynthese, wohl erstmalig in einem Grundriß und ohne Schwierigkeiten für den Leser, nicht nur die Aktivierung des Wasserstoffs aus dem Wasser, sondern auch den WARBURGschen Kreisprozeß (Einquantenreaktion) einbezieht, wobei jedoch, wie auch in den übrigen Abschnitten, auf den gewöhnlich mitgeschleppten historischen Ballast völlig verzichtet wird. ... Mit besonderer Freude findet man einen eigenen Abschnitt „Ökologie", in dem nicht nur die Standorts- und die inneren Faktoren (Resistenz), sondern auch die Lebensformen, Ernährungsspezialisten, Symbiosen usw. Platz finden. Der Abschnitt „Geobotanik" (inklusive Soziologie) und kurze Hinweise auf die Quantenbiologie runden den Grundriß zu dem ab, was sich der Verfasser zum Ziele gesetzt hat, nämlich zu einer architektonischen Darstellung des Gesamtgebietes. Dieses Vorhaben ist restlos gelungen. Besonders muß noch die überaus reiche Bebilderung hervorgehoben werden, größtenteils nach Originalen oder nach umgezeichneten und dabei veränderten Vorlagen. Dabei fanden Mittel, der modernen Graphik Anwendung, wodurch die Bilder sehr an Plastik und damit Einprägsamkeit gewinnen, in einigen Fällen allerdings unter Verzicht auf feinere Details. Der Grundriß kann nicht nur als Einführung sondern auch zur Vorbereitung für das Studium ausführlicherer Lehrbücher nur wärmstens empfohlen werden, eine weite Verbreitung ist ihm sicher. *„Protoplasma"*

Lehrbuch der Pflanzenphysiologie

I. Band, zweiter Teil:

Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe

Von Dr. **Karl Paech,** Professor an der Universität Tübingen. Mit 18 Abbildungen. IX, 268 Seiten. 1950. DM 24.—; Ganzleinen DM 26.70

Zweiter und dritter Band:

Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze

Von Dr. **Erwin Bünning,** o. Professor an der Universität Tübingen. Mit 404 Abbildungen. XII, 464 Seiten. 1948. Halbleinen DM 29.70

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.